UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

FACULTÉ DE CHIRURGIE DENTAIRE

2018 N°7

THÈSE

Présentée pour le Diplôme d'État de Docteur en Chirurgie Dentaire

le 19 janvier 2018

par

BERGS David

né le 05/10/1991 à Mulhouse

TUBERCULE DE CARABELLI : ANATOMIE COMPARÉE

Président : Professeur TADDÉI-GROSS Corinne

Assesseurs : Docteur FIORETTI Florence

Docteur GROS Catherine-Isabelle

Docteur JOERGER Roger

Docteur SOELL Martine

UNIVERSITE DE STRASBOURG

FACULTE DE CHIRURGIE DENTAIRE DE STRASBOURG

Doyen : Professeur C. TADDEI-GROSS

Doyens honoraires : Professeur R. FRANK
Professeur M. LEIZE
Professeur Y. HAIKEL

Professeurs émérites : Professeur W. BACON
Professeur H. TENENBAUM

Responsable des Services Administratifs : Mme F. DITZ-MOUGEL

Professeurs des Universités

V. BALL	Ingénieurie Chimique, Energétique - Génie des Procédés
A. BLOCH-ZUPAN	Sciences Biologiques
F. CLAUSS	Odontologie Pédiatrique
J-L. DAVIDEAU	Parodontologie
Y. HAÏKEL	Odontologie Conservatrice - Endodontie
O. HUCK	Parodontologie
M-C. MANIERE	Odontologie Pédiatrique
F. MEYER	Sciences Biologiques
M. MINOUX	Odontologie Conservatrice - Endodontie
A-M. MUSSET	Prévention - Epidémiologie - Economie de la Santé - Odontologie Légale
C. TADDEI	Prothèses
B. WALTER	Prothèses

Maîtres de Conférences

S. BAHI-GROSS	Chirurgie Buccale - Pathologie et Thérapeutique - Anesthésiologie et Réanimation
L. BIGEARD	Prévention - Epidémiologie - Economie de la Santé - Odontologie Légale
Y. BOLENDER	Orthopédie Dento-Faciale
F. BORNERT	Chirurgie Buccale - Pathologie et Thérapeutique - Anesthésiologie et Réanimation
A. BOUKARI	Chirurgie Buccale - Pathologie et Thérapeutique - Anesthésiologie et Réanimation
O. ETIENNE	Prothèses
F. FIORETTI	Odontologie Conservatrice - Endodontie
C-I. GROS	Sciences Anatomiques et Physiologiques, Occlusodontiques - Biomatériaux - Biophysique - Radiologie
S. JUNG	Sciences Biologiques
N. LADHARI	Sciences Anatomiques et Physiologiques, Occlusodontiques - Biomatériaux - Biophysique - Radiologie
F. OBRY	Odontologie Pédiatrique
D. OFFNER	Prévention - Epidémiologie - Economie de la Santé - Odontologie Légale
R. SERFATY	Odontologie Conservatrice - Endodontie
M. SOELL	Parodontologie
E. WALTMANN	Prothèses

Equipes de Recherche

N. JESSEL	INSERM / Directeur de Recherche
Ph. LAVALLE	INSERM / Directeur de Recherche
H. LESOT	CNRS / Directeur de Recherche
M-H. METZ-BOUTIGUE	INSERM / Directeur de Recherche
P. SCHAAF	UdS / Professeur des Universités / Directeur d'Unité
B. SENGER	INSERM / Directeur de Recherche

À Madame le Professeur Corinne Taddéi-Gross,

Pour m'avoir fait l'honneur de présider ce jury,

Merci pour la qualité de vos enseignements théoriques et cliniques, pour le soin que vous prenez à enseigner aux étudiants, votre efficacité et votre patience en toute situation.

Merci d'avoir rendu notre faculté encore plus belle avec des conditions exceptionnelles pour la formation de nos futurs confrères.

Veuillez recevoir ici l'expression de mes remerciements et de ma plus profonde estime.

À Madame le Docteur Catherine-Isabelle Gros,

Pour m'avoir fait l'honneur d'accepter de diriger ce travail de thèse,

Ce fut un immense plaisir de partager ce thème de thèse avec vous, votre connaissance sur la taxonomie et l'anatomie comparée a fait de vous quelqu'un de très précieux pour l'aboutissement et la qualité de ce travail.

Merci pour votre implication, votre réactivité, la confiance que vous m'avez accordé ainsi que pour votre générosité.

Pour la passion et la rigueur qui anime vos enseignements.

Veuillez recevoir ici l'expression de mes remerciements et de mon grand respect.

À Monsieur le Docteur Roger Joerger,

Pour m'avoir fait l'honneur d'accepter de diriger ce travail de thèse,

Merci pour la confiance que vous m'avez accordé durant ce travail, pour votre sympathie et vos conseils précieux.

Pour les valeurs de la profession que vous inculquez aux jeunes praticiens que nous sommes. Pour votre passion qui anime vos enseignements et vos travaux pratiques, pour nous avoir donner l'envie et le plaisir de nous former dès notre arrivée à la faculté.

Veuillez recevoir ici l'expression de mes remerciements et de mon grand respect.

À Madame le Docteur Martine Soell,

Merci de m'avoir fait l'honneur d'accepter de faire partie de ce jury de thèse,

Pour l'excellence de vos enseignements et travaux pratiques de parodontologie ainsi que la pédagogie et la rigueur avec lesquelles vous encadrez vos étudiants.

Veuillez recevoir ici l'expression de mes remerciements et de mon grand respect.

À Madame le Docteur Florence Fioretti,

Pour m'avoir fait l'honneur et le plaisir d'accepter de faire partie de ce jury,

Merci pour la qualité de vos enseignements cliniques, pour la confiance que vous accordez aux étudiants que vous accompagnez au service d'odontologie conservatrice.

Pour votre disponibilité, votre professionnalisme et votre gentillesse.

Veuillez recevoir ici l'expression de mes remerciements et de mon grand respect.

À ma famille,

À toi Maman, tu es là depuis le début, tu es là au quotidien et tu seras toujours là pour moi. Grâce à toi j'ai pu étudier et réaliser mes rêves, je ne pourrai jamais autant te remercier pour tout ce que tu as fait pour moi. Toujours une attention, un mot doux, un message, une blague, un tupperware pour bien manger. Je n'aurais pas pu rêver mieux comme exemple, je suis devenu ce que je suis grâce à toi, la force que tu représente pour moi est énorme et je te dis merci pour ce que tu as fait de Matthias et moi. Merci Maman

À toi Papa, tu as toujours été parfait avec moi. Avec maman vous avez toujours été les meilleurs parents pour nous inculquer de belles valeurs, tu m'as toujours soutenu avec une grande force. Je ne pourrai jamais te remercier assez. J'ai de la chance car grâce à toi j'ai pu faire de belles études, vous avez du faire quelques sacrifices mais tu n'as jamais hésité une seconde pour le bonheur de Matthias et moi. Merci Papa.

À Matthias, mon frère, tu représentes à toi seul, la définition du courage. Si à un moment je perdais confiance ou j'étais en manque de force et d'envie, tu étais mon moteur pour ne JAMAIS rien lâcher, tu es mon exemple ! Merci de m'avoir toujours soutenu.Tous les petits frères rêvent d'avoir un grand frère comme toi, j'ai beaucoup de chance.

À toi Julie, ma belle soeur adorée, toujours un mot ou une expression pour me faire rire, une attention, un conseil, un sourire, toi aussi tu représente à toi toute seule beaucoup de valeurs très précieuses dans la vie. Heureux que tu fasses partie de ma famille.

J'ai réussi grâce à vous, merci à vous d'être là, je vous aime fort.

À Odette, Jacques, David, Karine, Hubert, Clément, Lisa, Françoise, Elisabeth, Doris, Mireille, Francis, vous avez tous été là durant mes études et j'ai de la chance de vous avoir dans mon entourage. Merci pour vos talents de couture, vos blagues, les repas partagés, les conseils précieux, les méthodes anti-stress et votre soutien si important pour moi.

Nathalie, Eric, Claire, John et Lou, je suis heureux de rentrer dans vos vies, merci pour votre générosité.

À mes amis,

À *mes amis d'enfance, Marion, Louison et Océane, les essentiels et irremplaçables, sans cesse présents, ceux avec qui j'ai tant partagé, fous rires, voyages et découvertes. Nous avons grandi ensemble et, j'en suis persuadé, allons vieillir ensemble, la vie est plus belle grâce à vous. Merci les amis.*

À Thomas, mon compagnon d'aventure, Alexis, mon fidèle ami, Floriane, la courageuse, Natalia, l'attentionnée.

À vous les copains, Mathias, Yoann, Arnaud, Damien, Marie, Paulo, Antho, Antoine, Lallm, Fred, Hervé, Clément, Julien et Gautier, malgré la distance, malgré des chemins de vie différents, vous étiez toujours là. Tant de moments de plaisir partagés, un bonheur de vous avoir dans ma vie !

À Charly, une rencontre indescriptible ! Tu m'as tant apporté durant nos études, ta vision de la vie, de la famille, de l'amitié, ta franchise et ta générosité : on partage les mêmes valeurs et c'est ce qui nous lie tant depuis maintenant 7ans. Le partage de ce jour si important avec toi résume à quel point je t'aime mon ami.

À Mathilde, Guy-Marcel, Benjamin, Damien, Nico, Hélène, Cihan et à tous mes amis de promo, merci pour ces cinq années riches en rires et en émotions. La vie étudiante ne pouvait qu'être incroyable avec de si belles rencontres.

À vous Dr Marciano, pour votre confiance, vos précieux conseils, votre implication, votre générosité, votre vision de la profession et de la vie. Vous êtes un exemple pour moi.

À Claudine, quel plaisir de travailler avec toi. Merci pour ta gentillesse et ton professionnalisme.

À toi Marine,

Quelle chance j'ai de t'avoir rencontré ! Nos envies, nos folies, nos joies, nos peines, nos ambitions, nos passions, nos rires, nos pleurs, nos familles, nos vies : on partage TOUT et ça pour mon plus grand bonheur. Ton soutien sans faille dans tout ce que j'entreprends m'est indispensable et précieux. Tu es quelqu'un d'essentiel dans ma vie, tu m'apportes la joie et la force au quotidien. Tu es une fille exceptionnelle ! Merci

UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

FACULTÉ DE CHIRURGIE DENTAIRE

2018 N°7

THÈSE

Présentée pour le Diplôme d'État de Docteur en Chirurgie Dentaire

le 19 janvier 2018

par

BERGS David

né le 05/10/1991 à Mulhouse

TUBERCULE DE CARABELLI : ANATOMIE COMPARÉE

Président : Professeur TADDÉI-GROSS Corinne

Assesseurs : Docteur FIORETTI Florence

Docteur GROS Catherine-Isabelle

Docteur JOERGER Roger

Docteur SOELL Martine

Sommaire

Sommaire 1

Listes des figures et tableaux 2

Introduction 4

PARTIE 1 : Taxonomie des espèces étudiées et morphologie de la première molaire maxillaire 5

1. Taxonomie : généralités 5

2. Espèces étudiées : taxonomie et présentation générale 7

3. Nomenclature et terminologie dentaire 12

4. Morphologie de la première molaire maxillaire au sein de la lignée humaine au cours du temps 15

5. Morphologie dentaire de la première molaire maxillaire chez Homo sapiens sapiens. 20

6. Morphologie dentaire de la première molaire maxillaire dans le genre Pan. 23

PARTIE 2 : Anatomie comparée du tubercule de Carabelli au sein de la lignée humaine et de l'espèce humaine actuelle 25

1. Première classification de l'expression du tubercule de Carabelli 26

2. Norme ASUDAS: critères d'une classification internationale 27

3. Différences au sein de la lignée humaine : présence du tubercule de Carabelli et évolution de sa morphologie au cours du temps 31

3.1. Populations anciennes 31

3.2. Populations actuelles 34

PARTIE 3 : Morphologie comparée du tubercule de Carabelli : intra-espèce au sein du genre Pan et inter-espèce entre les genres Homo et Pan 38

1. Morphologie comparée du tubercule de Carabelli au sein du genre Pan 39

2. Morphologie comparée du tubercule de Carabelli entre les genres Pan et Homo 42

Conclusions 44

Références bibliographiques 46

Webographie 52

Listes des figures et tableaux

Figures :

Figure 1 : Classification classique des êtres vivants. *(Wikipedia)*

Figure 2 : Arbre généalogique du genre *Homo* et du genre *Pan.* *(Blog de François Couplan, 2013)*

Figure 3 : Classification phylogénétique des Primates. (*Lecointre et Le Guyader, 2001)*

Figure 4 : Classification des Primates vivants. *(Swindler, 2002)*

Figure 5 : Sous-famille des Homininés : genre *Homo* et genre *Pan.* (*Lecointre et Le Guyader, 2001)*

Figure 6 : Formules dentaires du genre *Pan.* *(Swindler, 2002)*

Figure 7 : Différentes espèces du genre *Homo* au cours du temps. *(Robert Paris, 2016)*

Figure 8 : Formules dentaires du genre *Homo.* *(David Bergs)*

Figure 9 : Nomenclature Cope-Osborn pour les principales cuspides des molaires maxillaires chez des mammifères. *(Swindler, 2002)*

Figure 10 : Schéma d'une molaire supérieure de mammifère et nomenclature des cuspides. *(d'après Simpson (1937) dans Swindler (2002))*

Figure 11 : Nomenclature paléontologique des cuspides des molaires et prémolaires maxillaires. *(Lautrou, 1997)*

Figure 12 : Table occlusale de la première molaire maxillaire et position du tubercule de Carabelli. *(Brun et al., 2003)*

Figure 13 : Vue occlusale de l'arcade dentaire permanente d'un *Pan troglodytes* mâle. *(Swindler, 2002)*

Figure 14 : Echelle de Dahlberg (1963) permettant de déterminer le degré et l'expression du tubercule de Carabelli. *(Mavrodisz et al., 2007)*

Figure 15 : Grades d'expression du tubercule de Carabelli dans la norme ASUDAS. *(Turner, Nichols et Scott, 1991)*

Figure 16 : Les différentes catégories d'expression du tubercule de Carabelli à la jonction émail dentine chez *Homo sapiens* suivant la classification ASUDAS. *(Ortiz et al., 2012)*

Figure 17 : Introduction de l'article de M.E. Jeanselme. *(Jeanselme, 1917)*

Figure 18 : Catégories d'expression de *cingulum* lingual à la jonction émail dentine du genre *Pan.* *(Ortiz et al., 2012)*

Figure 19 : *Cingulum* semi-continu à la jonction émail-dentine (ligne du haut) et à la surface de l'émail (ligne du bas) chez *Pan*. *(Ortiz et al., 2012)*

Tableaux :

Tableau 1 : Évolution des caractéristiques morphologiques de la première molaire maxillaire au sein de la lignée humaine. *(David Bergs d'après Wood et al., 1987 ; Boccone et al., 2006 ; Moggi-Cecchi et al., 2007 ; Bailey et al., 2007 ; Gómez-Robles, 2007 ; Souday, 2008 ; Quad et al., 2009)*

Tableau 2 : Tableau récapitulatif des découvertes faites sur des crânes d'*Homo sapiens sapiens* au cours du temps, du Néolithique jusqu'au XIX^{ème} siècle par Jeanselme. *(David Bergs d'après Jeanselme, 1917)*

Tableau 3 : Fréquence d'expression du *cingulum* lingual à la surface externe de l'émail et à la jonction émail dentine pour *Pan paniscus* et *Pan troglodytes*. *(Ortiz et al., 2012)*

Introduction

Le tubercule de Carabelli est une cuspide qui a été décrite pour la première fois en 1842 comme un tubercule anormal (*tuberculus anormalus*) par Georg Carabelli (Carabelli, 1844 ; Mavrodisz *et al.*, 2007). Il s'agit d'une cinquième cuspide présente sur les molaires maxillaires. Carabelli pensait au départ que ce relief était exclusivement présent sur la première molaire supérieure permanente de l'espèce *Homo sapiens sapiens* (Ortiz *et al.*, 2012).

Depuis cette époque, de nombreuses études ont été réalisées concernant la morphologie de cette cuspide, son importance anthropologique, et son mode d'hérédité. Plusieurs d'entre-elles, notamment celle de Hillson en 1996 et celle de Scott en 1997, ont montré que l'expression du tubercule de Carabelli concernait la première molaire maxillaire permanente ainsi que la deuxième molaire maxillaire déciduale. D'autres auteurs comme Alvesalo (1975) l'ont caractérisé d'anomalie morphologique située sur la face mésiopalatine des premières molaires maxillaires.

La signification du tubercule de Carabelli reste inconnue : des facteurs génétiques et exogènes ont été proposés. La plupart des études conviennent que l'aspect phénotypique de la cuspide est déterminé génétiquement. Selon Dietz (1944), il doit y avoir un gène dominant responsable de la présence ou non de la cuspide.

La morphologie des couronnes dentaires a longtemps joué un rôle important dans l'identification des espèces et des reconstructions phylogénétiques des taxons de primates. De plus, l'incidence et le degré d'expression du tubercule de Carabelli diffèrent entre les espèces. Le tubercule de Careblli peut être utilisé pour détecter et comparer les différentes populations (Palomino *et al.*, 1997) : selon Bermúdez de Castro (1989), le tubercule de Carabelli peut être utile pour établir des relations phylogénétiques entre les populations étroitement apparentées. Nous allons, de ce fait, nous intéresser à la comparaison entre le genre *Pan* (les chimpanzés) et le genre *Homo*, de part leur proximité au sein de l'arbre phylogénétique. En effet, les espèces du genre *Homo* et celles du genre *Pan* sont les plus proches au sein des hominoïdes, le dernier ancêtre commun entre une espèce du genre *Homo* et un singe se situant à la bifurcation entre les *Pan* et les *Homo*.

C'est pourquoi, le tubercule de Carabelli peut servir encore aujourd'hui de repère pour l'analyse et la différenciation des espèces à partir des données morphologiques retrouvées sur un fossile d'organe dentaire. L'étude du tubercule de Carabelli dans cette thèse permettra de mieux comprendre son rôle dans la phylogénie.

PARTIE 1 : Taxonomie des espèces étudiées et morphologie de la première molaire maxillaire

1. Taxonomie : généralités

La taxonomie, ou taxinomie, est la science des lois de la classification des formes vivantes (Larousse ; Lecointre et Le Guyader, 2001). C'est une science systématique qui s'intéresse plus particulièrement à tous les éléments qui permettent de décrire des organismes puis de les inventorier; un synonyme de taxonomie étant la systématique. Les êtres vivants sont décrits au moyens de caractères spécifiques ou attributs observables permettant, par exemple, de regrouper ceux qui possèdent des caractères communs au sein d'entités spécifiques identiques ou taxons.

Afin de pouvoir classer chaque être vivant, il existe une nomenclature spécifique à la taxonomie, permettant de hiérarchiser les espèces en différents taxons (espèce, genre, famille, ordre, classe, embranchement et règne). Cette **classification classique** des êtres appartenant au monde vivant (Figure 1) mise au point par Carl von Linné au XVIII^{ème} siècle, dans la lignée d'autres systèmes de classification établies par des botanistes et ce, dès l'Antiquité comme Aristote dans *Histoire des plantes* (Lecointre et Le Guyader, 2001).

Carl von Linné, botaniste suédois, dans *Systema naturae* (1758), cherchait à classer les être vivants qu'il observait. Son système de classification est actuellement encore utilisé sous le nom de « classification linéenne » et obéit à des règles de nomenclature strictes.

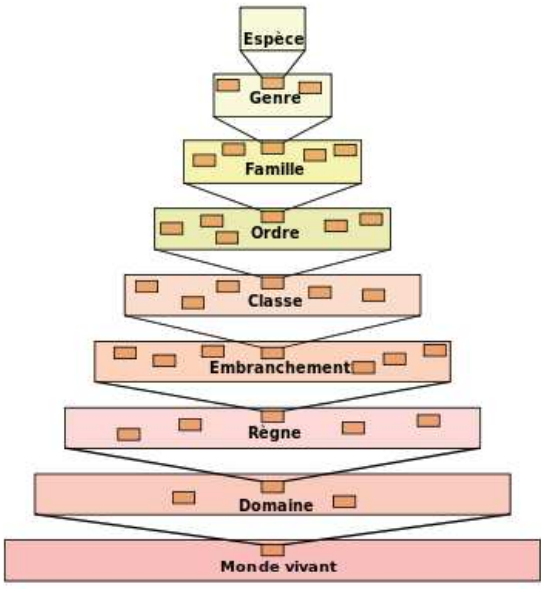


Figure 1 : Classification classique des êtres vivants
(Wikipedia)

La nomenclature utilisée actuellement en taxonomie découle directement de celle de Linné. Il s'agit d'une nomenclature binominale dans laquelle **le taxon de base, ou taxon de rang spécifique, est celui de l'espèce**. L'espèce est un regroupement d'individus ayant un certain nombre de points morphologiques et/ou génétiques communs. Le critère d'interfécondité est actuellement considéré comme le critère principal et fondamental. Le nom d'espèce est composé de 2 termes latins notés en italique. Le premier terme, dont la première lettre est notée en capitale, est un nom qui correspond au genre auquel appartient l'espèce. Le second terme est un adjectif qualificatif noté en minuscule. Si nous prenons l'exemple de l'espèce humaine actuelle, son nom scientifique correspond à *Homo sapiens*.

Pour les **catégories infra-spécifiques**, qui concerne les sous-espèces (subdivisions au sein d'une espèce), cette nomenclature devient trinominale et les deux premiers termes sont suivis d'un troisième qui est généralement un second adjectif qualificatif toujours en latin et en italique. Par exemple au sein du genre *Gorilla* qui correspond à l'espèce *Gorilla gorilla,* on distingue trois sous-espèces : *Gorilla gorilla gorilla* correspondant au gorille de la côte, *Gorilla gorilla beringei* correspondant au gorille des montagnes et *Gorilla gorilla graueri* correspondant au gorille oriental. Dans le cadre des sous-espèces, le critère d'interfécondité est bien sûr toujours valable. Concernant l'espèce humaine, elle appartient au genre *Homo* avec de nombreuses espèces et sous-espèces qui se sont succédées ou ont cohabité au cours des siècles (Figure 2). *Homo sapiens sapiens* est la sous-espèce représentant l'espèce humaine actuelle.

Au sein de la classification du vivant, il existe plusieurs **catégories supra-spécifiques.** Il s'agit de taxons tout d'abord de rang générique (i.e. genre *Homo* ou Homininés), puis de rang familial (i.e. famille des Hominidés), de rang ordinal (i.e. ordre des Primates) etc. On peut encore avoir des subdivisions avec des rangs règnes (i.e. règne Animal), de classe (i.e. Mammifères), des infra-divisions, des sous-ordres, des super-familles (i.e. famille des Hominoïdes) ou des sous-familles (i.e. famille des Homininés). Tout dépend des subdivisions de l'arbre phylogénétique auquel on s'intéresse (Lecointre et Le Guyader, 2001).

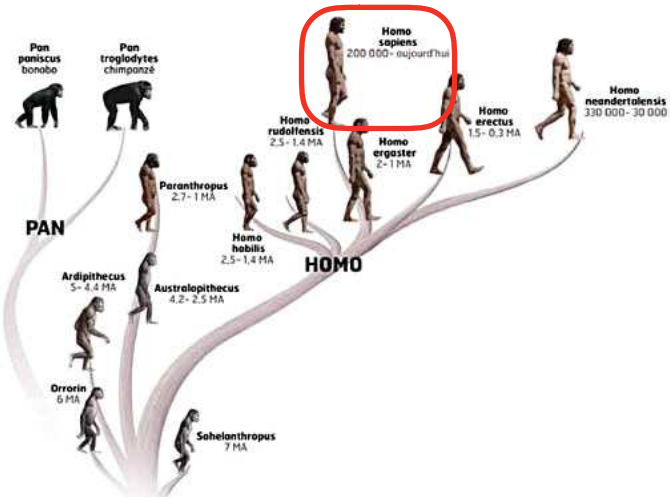


Figure 2 : Arbre généalogique du genre *Homo* et du genre *Pan*
(Blog de François Couplan, 2013)

2. Espèces étudiées : taxonomie et présentation générale

Comme l'étude de l'ensemble des primates aurait été trop vaste, nous avons choisi de réduire notre champ d'étude au rang de la sous-famille des Homininés qui comporte 3 espèces : une espèce du genre *Homo* et 2 espèces du genre *Pan* (les chimpanzés). Nous avons également choisi de nous intéresser aux espèces fossiles appartenant à la lignée humaine.

L'ordre des **Primates** a été décrit pour la première fois de façon systématique par Linné en 1758. Il s'agit d'un ordre appartenant à la classe des Mammifères et relativement difficile à définir. Ce sont des individus qui partagent une mosaïque de caractères morphologiques communs comme par exemple le fait d'être des mammifères placentaires euthériens, peu spécialisés, plantigrades, pentadactyles (un pouce et un hallux mobiles et opposables), ongulés, ayant une clavicule constante, un radius et une ulna mobiles, un crâne volumineux par rapport à la face et des orbites regardant vers l'avant. Concernant leurs dents, ils sont diphyodontes (deux dentures qui se succèdent), hétérodontes (différentes sortes de dents au sein de leur cavité buccale ayant toutes des formes différentes : incisives, canines, prémolaires et molaires). On peut noter que leurs molaires, sujet qui nous intéresse particulièrement ici, sont multicuspidées et d'une grande variabilité. Aujourd'hui, il y a près de 300 espèces de primates regroupées en 80 genres (selon les sources), dont la plupart vivent dans les régions tropicales ou subtropicales du monde.

L'ordre des Primates est subdivisé en différentes familles dont l'organisation est régulièrement revue en fonction des avancées des chercheurs (Figures 3 et 4) ou de la découverte de nouveaux fossiles. Les primates sont en effet un groupe diversifié de mammifères qui ont évolué à partir d'un groupe de mammifères insectivores il y a près de 60 millions d'années. Cette classification n'est donc pas exhaustive et les noms scientifiques changent souvent au fil du temps (Swindler, 2002). Une des classification, complexe, que l'on peut retenir est la *Classification phylogénétique du vivant* de Lecointre et Le Guyader en 2001 (Figure 3a). Dans cette classification de l'ordre des Primates, on peut retenir deux subdivisions principales : les Strepsirrhiniens et les Haplorrhiniens. Les Homininés sont ainsi une subdivision des Haplorrhiniens.

Une autre classification existante divise l'ordre des Primates en quatre grands groupes (Figure 4) correspondant à des niveaux taxinomiques différents et répartis en deux sous-ordres : le sous-ordre des Prosimiens, considérés comme les Primates les plus primitifs, et le sous-ordre des Anthropoïdes (Swindler, 2002). Le sous-ordre des Anthropoïdes est alors divisé en deux groupes infra-ordre : les Plathyrrhiniens ou singes du nouveau monde (New World Monkey, NWM) et les Catarrhininens ou singes de l'ancien monde (Old World Monkey, OWM). Le dernier groupe des Anthropoïdes est composé de la super-famille des Hominoïdes (Figure 3b).

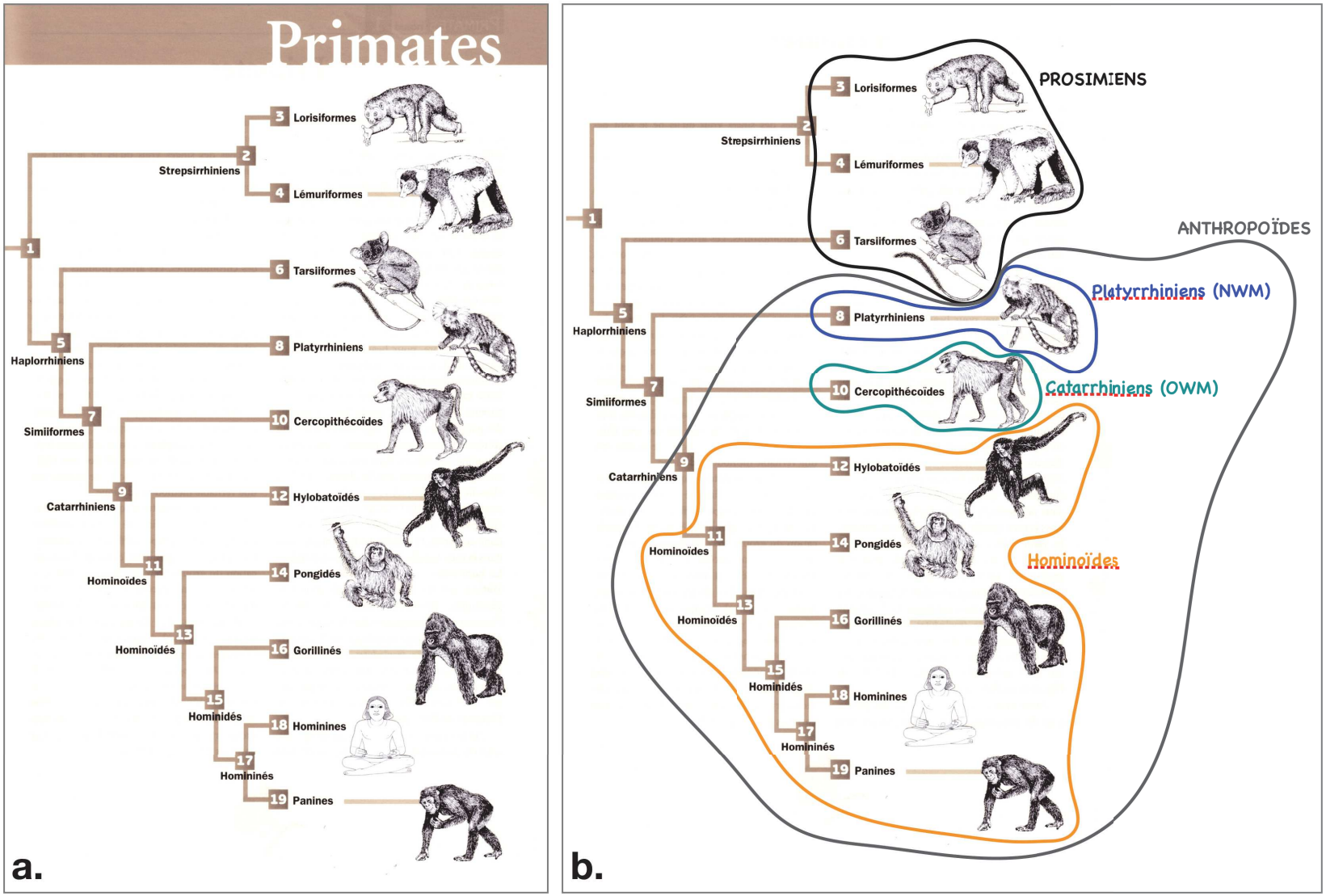


Figure 3. Classification phylogénétique des Primates d'après Lecointre et Le Guyader (2001). a. Subdivisions de l'ordre des Primates présentées dans la *Classification phylogénétique du vivant* de Lecointre et Le Guyader (2001). b. Classification simplifiée des Primates. *OWM : Old World Monkey ; NWM : New World Monkey*

ORDER PRIMATES

- Suborder: Prosimii
  - Infraorder: Lemuriformes
    - Superfamily: Lemuroidea
      - Family: Lemuridae
        - *Lemur catta*
        - *Eulemur macaco*
        - *E. rubiventer*
        - *E. mongoz*
        - *Varecia variegata*
        - *Hapalemur griseus*
      - Family: Lepilemuridae
        - *Lepilemur mustelinus*
      - Family: Cheirogaleidae
        - *Microcebus murinus*
        - *Cheirogaleus major*
        - *Phaner furcifer*
      - Family: Indriidae
        - *Indri indri*
        - *Propithecus verreauxi*
        - *Avahi laniger*
      - Family: Daubentoniidae
        - *Daubentonia madagascariensis*
    - Superfamily: Lorisoidea
      - Family: Lorisidae
        - *Loris tardigradus*
        - *Nycticebus coucang*
        - *Perodicticus potto*
        - *Arctocebus calabarensis*
      - Family: Galagidae
        - *Otolemur crassicaudatus*
        - *Galago senegalensis*
  - Infraorder: Tarsiiformes
    - Superfamily: Tarsioidea
      - Family: Tarsiidae
        - *Tarsius spectrum*
        - *T. bancanus*
        - *T. syrichta*
- Suborder: Anthropoidea
  - Infraorder: Platyrrhini
    - Superfamily: Ceboidea
      - Family: Cebidae
        - Subfamily: Callitrichinae
          - *Saguinus geoffroyi*
          - *Leontopithecus rosalia*
          - *Callithrix penicillata*
          - *Cebuella pygmaea*
          - *Callimico goeldii*
        - Subfamily: Cebinae
          - *Cebus apella*
          - *Saimiri sciureus*
          - *S. oerstedii*
        - Subfamily: Aotinae
          - *Aotus trivirgatus*
      - Family: Atelidae
        - Subfamily: Callicebinae
          - *Callicebus moloch*
        - Subfamily: Atelinae
          - *Ateles geoffroyi*
          - *A. belzebuth*
          - *A. paniscus*
          - *A. fusciceps*
          - *Lagothrix lagotricha*
          - *Alouatta palliata*
          - *A. seniculus*
          - *A. belzebul*
          - *Brachyteles arachnoides*
        - Subfamily: Pitheciinae
          - *Cacajo calvus*
          - *Chiropotes satanas*
          - *Pithecia pithecia*
- Infraorder: Catarrhini
  - Superfamily: Cercopithecoidea
    - Family: Cercopithecidae
      - Subfamily: Cercopithecinae
        - *Macaca nemestrina*
        - *M. mulatta*
        - *M. fascicularis*
        - *M. nigra*
        - *Lophocebus albigena*
        - *L. aterrimus*
        - *Cercocebus torquatus*
        - *C. galeritus*
        - *Papio cynocephalus*
        - *Theropithecus gelada*
        - *Mandrillus sphinx*
        - *Cercopithecus nictitans*
        - *C. cephus*
        - *C. mona*
        - *C. mitis*
        - *C. lhoesti*
        - *C. neglectus*
        - *C. ascanius*
        - *Chlorocebus aethiops*
        - *Erythrocebus patas*
        - *Miopithecus talapoin*
      - Subfamily: Colobinae
        - *Piliocolobus badius*
        - *Colobus polykomos*
        - *Presbytis comata*
        - *Trachypithecus pileatus*
        - *T. cristata*
        - *T. phyrei*
        - *Pygathrix nemaeus*
        - *Simias concolor*
        - *Nasalis larvatus*
        - *Rhinopithecus roxellanae*
        - *Kasi johnii*
- Superfamily: Hominoidea
  - Family: Hylobatidae
    - *Hylobates klossi*
    - *H. moloch*
    - *H. lar*
    - *H. syndactylus*
  - Family: Pongidae
    - *Pongo pygmaeus*
    - *Gorilla gorilla*
    - *Pan troglodytes*
    - *P. paniscus*

Sources: Martin (1990), Swindler (1998), Fleagle (1999).

Figure 4 : Classification des primates vivants selon Swindler (2002)

Les **Homininés** correspondent à une des deux sous-familles de la famille des Hominidés regroupant les Gorillinés (les gorilles) et les Homininés. Il s'agit ainsi d'une des nombreuses branches de l'ordre des Primates (Figures 3, 4 et 5). Les Homininés comportent 3 espèces actuelles : une espèce du genre *Homo* et 2 espèces du genre *Pan* (les chimpanzés). Leur répartition actuelle est mondiale.

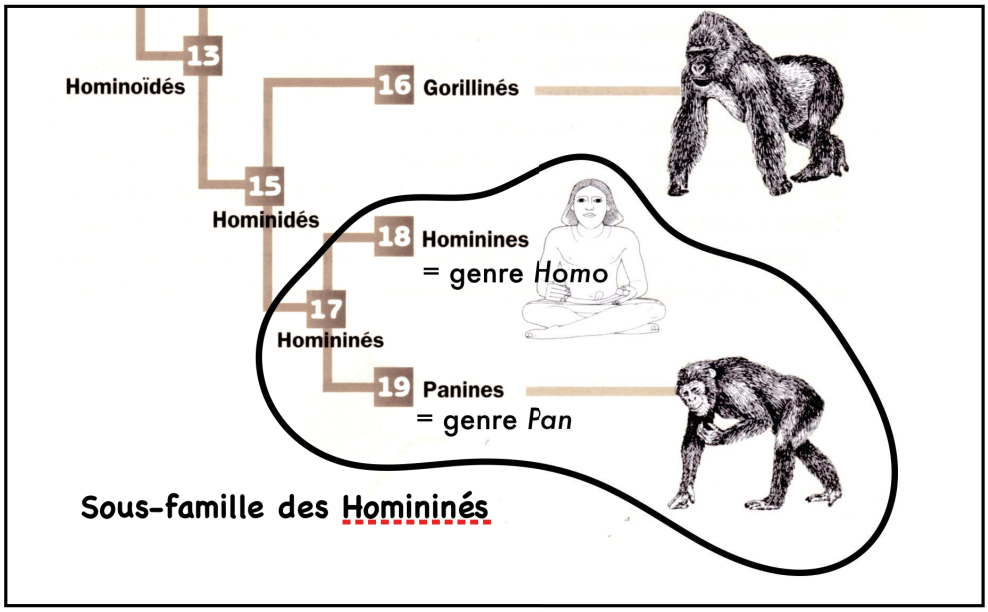


Figure 5 : Sous-famille des Homininés : genre *Homo* et genre *Pan*
(d'après Lecointre et Le Guyader, 2001)

Concernant le **genre des Panines ou genre *Pan***, il correspond aux chimpanzés. Il existe 2 espèces connues de chimpanzés : le chimpanzé commun, *Pan troglodytes*, et le chimpanzé nain, *Pan paniscus,* plus connu sous le nom de Bonobo. Le chimpanzé fait parti des primates de grande taille, n'ayant pas de queue et dont les bras sont plus longs que les jambes : ce sont des brachiateurs modifiés c'est-à-dire qu'ils emploient plusieurs types de locomotion (quadrupédie avec *knuckle-walking* et suspension) (Napier et Napier, 1967). Ils vivent au centre de l'Afrique dans les forêts tropicales humides, les savanes et les forêts de montagne jusqu'à 3 048 mètres d'altitude (Napier et Napier, 1967). La première espèce, le *Pan troglodytes* est largement répandue en Afrique de l'Ouest, en Afrique centrale et en Afrique de l'Est jusqu'aux lacs Victoria et Tanganyika (Napier et Napier, 1967 ; Swindler, 2002). La deuxième espèce, le *Pan paniscus*, également appelée chimpanzé pygmé ou Bonobo, est limitée à une région bordée par le Congo et la rivière Lualaba (Napier et Napier, 1967 ; Swindler, 2002). Les chimpanzés sont principalement végétariens : ils mangent des fruits, des feuilles, des graines et des graminées, mais peuvent compléter leur alimentation avec de la viande de babouins, de petits singes (i.e. colobus), des fourmis et des termites (Napier et Napier, 1967 ; Swindler, 2002).

Les arcades dentaires du genre *Pan* sont en forme de « U ». Comme tous les Primates, les chimpanzés sont diphyodontes : la denture lactéale comporte 20 dents avec 5 dents par hémi-arcade : 2 incisives, 1 canine et 2 prémolaires (appelées molaires par les chirurgiens-dentistes). La denture permanente comporte 32 dents avec 8 dents par hémi-arcade : 2 incisives, 1 canine, 2 prémolaires et 3 molaires (Figure 6).

Permanent dentition: I^2-C^1-P^2-M^3 / I_2-C_1-P_2-M_3
Deciduous dentition: di^2-dc^1-dp^2 / di_2-dc_1-dp_2

Figure 6 : Formules dentaires du genre *Pan*
(Swindler, 2002)

Le seul représentant actuel du **genre des Hominines ou genre *Homo*** est l'espèce humaine actuelle ou *Homo sapiens sapiens*. Au sein du genre *Homo,* il existe cependant plusieurs espèces qui ont existé et/ou cohabité au cours du temps. D'après le livre de Yves Coppens, *L'origine du genre Homo* (1981), le genre *Homo* s'est répandu il y a 2 millions d'années vers l'Afrique du Sud puis à travers les trois continents de l'Ancien Monde et a conquis, durant les derniers cent mille ans, l'ensemble des étendues terrestres. Sur la figure 7 sont représentées les différentes espèces du genre *Homo*. Les principales espèces révélées par des fossiles découverts sont, dans l'ordre chronologique, *Homo habilis, Homo ergaster*, *Homo erectus*, *Homo heidelbergensis*, *Homo neanderthalensis* et enfin *Homo sapiens*. Des espèces de primates restants, *Homo sapiens* est le seul vivant et se trouve dans la plupart des régions du monde. C'est une espèce en constante expansion et menace, de ce fait, l'équilibre écologique de la planète.

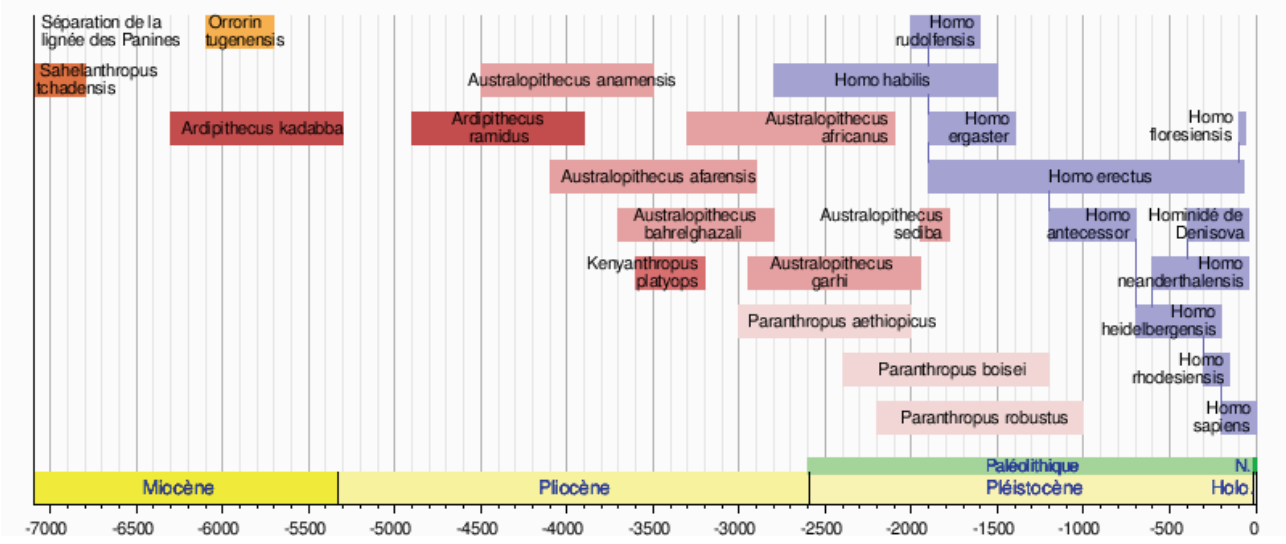


Figure 7 : Différentes espèces du genre *Homo* au cours du temps
Genre *Homo* représenté en violet sur cette échelle chronologique.
(Robert Paris, 2016)

Comme la plupart des primates, *Homo sapiens* est diurne et omnivore (Lecointre et Le Guyader, 2001). Il est en permanence bipède avec des jambes plus longues que ses bras. Seul Primate a avoir perdu l'opposabilité de son hallux du fait de sa bipédie permanente, sa main est capable d'une préhension précise avec un pouce opposable bien développé et une habilité à la fabrication d'outils manufacturés. Les outils les plus anciens connus, trouvés *in situ*, sont datés de 2,6 millions d'années (Ethiopie) et de 2,34 millions d'années (Kenya) (Swindler, 2002). Le genre *Homo* se caractérise par la possibilité d'un langage articulé et une capacité cérébrale élevée atteignant en moyenne 1450 cm^3.

L'arcade dentaire du genre *Homo* est parabolique. Comme tous les Primates, *Homo sapiens* est diphyodonte avec une denture lactéale de 20 dents (5 dents par hémi-arcade : 2 incisives, 1 canine et 2 prémolaires appelées molaires par les chirurgiens-dentistes) et une denture permanente de 32 dents (8 dents par hémi-arcade : 2 incisives, 1 canine, 2 prémolaires et 3 molaires) (Figure 8). Il s'agit donc d'une formule dentaire exactement similaire à celle du genre *Pan*.

Dentition permanente : $\mathbf{I^2\text{-}C^1\text{-}P^2\text{-}M^3/I_2\text{-}C_1\text{-}P_2\text{-}M_3}$
Dentition déciduale : $\mathbf{di^2\text{-}dc^1\text{-}dp^2/di_2\text{-}dc_1\text{-}dp_2}$

Figure 8 : Formules dentaires du genre *Homo*
(David Bergs)

3. Nomenclature et terminologie dentaire

La description morphologique des dents est variable en fonction de la discipline qui s'y intéresse. En effet, il existe une nomenclature internationale des odontologistes qui sert au quotidien aux praticiens à échanger avec d'autres confrères ou à prendre des notes dans les dossiers de leurs patients. Cependant, la terminologie employée en anatomie comparée et en paléontologie diffère quelque peu de celle des odontologistes. La nomenclature utilisée en anatomie comparée et en paléontologie est issue de la théorie trituberculaire. La plupart de ces termes est présentée dans la figure 9. Ils ont été proposés à la fin du XIX^{ème} siècle pour les noms des cuspides des molaires de mammifères par E. D. Cope et H. F. Osborn en 1888. Cette terminologie a été basé sur interprétation de l'origine des molaires des mammifères. Cette théorie a évolué depuis mais reste connue sous le nom de théorie trituberculaire. Comme mentionné ci-après dans ce tableau, d'autres termes ont été proposés pour les principales cuspides : la nomenclature Cope-Osborn (Figure 9).

La molaire maxillaire des reptiles est conique et ne comporte qu'une cuspide. Actuellement, il est reconnu que la seule cuspide de la molaire supérieure du reptile est le paracône, et non le protocône comme pensé initialement par Cope. Au cours de l'évolution, le paracône de la molaire supérieure a évolué dans un schéma triangulaire que

Simpson (1936) appelle tribosphénique (du grec *tribein*, se frotter; *sphen*, un coin). La molaire supérieure est ainsi un triangle de trois cuspides, formé par le paracône, le métacône et le protocône, connu sous le nom de trigone (Figure 10). Le **paracône** correspond à la cuspide **mésiovestibulaire**, le **métacône** correspond à la cuspide **distovestibulaire** et le **protocône** correspond à la cuspide **palatine**. Au cours de l'évolution de la molaire supérieure, une quatrième cuspide fait son apparition sous forme d'un dérivé de cingulum à la face distopalatine du protocône : c'est **l'hypocône**. Cette évolution porte à 4 le nombre de cuspides des molaires maxillaires des Primates. De façon intéressante, cette nomenclature est mentionnée dans le livre *Anatomie dentaire* de Lautrou (1997), référence dans l'apprentissage de la morphologie dentaire de l'espèce humaine actuelle pour les chirurgiens-dentistes (Figure 11).

Table 1.2. *Tooth nomenclature*

This book	Synonymy
Upper teeth	
Paracone (O)	Eocone (Vb)
Protocone (O)	Epicone (Vb)
Metacone (O)	Distocone (Vb)
Hypocone (O)	Endocone (Vb)
Metaconule (O)	Plagioconule (Vb)
Protoconule (O)	Paraconule (Vb)
Distoconulus (R)	Postentoconule (H)
Parastyle (O)	Mesiostyle (Vb)
Mesostyle (O)	Ectostyle-1 (H)
Metastyle (O)	Distostyle (Vb)
Distostyle (K)	—
Carabelli cusp	Protostyle (O)
Postprotostyle (K)	Interconule (R)
Preprotocrista (VV)	Protoloph (O)
Crista obliqua (R)	Postprotocrista (VV)
Entocrista (H)	—
Premetacrista (S)	—
Postmetacrista (S)	—
Trigon basin (S)	Protofossa (VV)

Figure 9 : Nomenclature Cope-Osborn pour les principales cuspides des molaires maxillaires chez des mammifères

(Swindler, 2002)

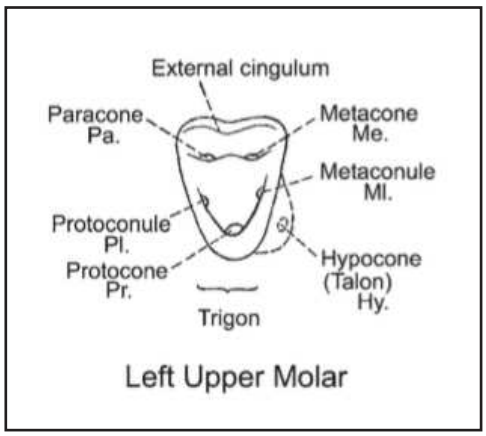


Figure 10 : Schéma d'une molaire supérieure de mammifère et nomenclature des cuspides
d'après Simpson (1937) dans Swindler (2002)

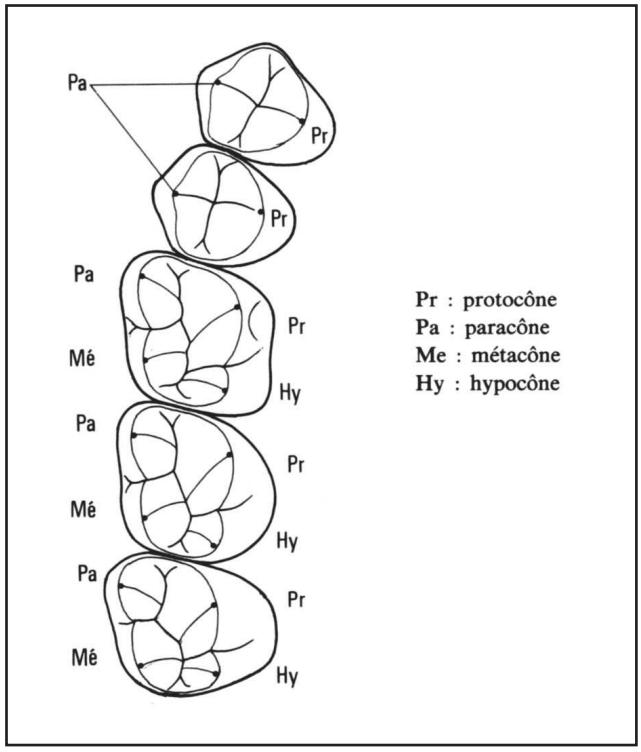


Figure 11 : Nomenclature paléontologique des cuspides des molaires et prémolaires maxillaires
(Lautrou, 1997)

4. Morphologie de la première molaire maxillaire au sein de la lignée humaine au cours du temps

Les dents, tissus le plus dur de l'organisme, sont le plus souvent les seuls éléments existants et persistants des individus fossiles : une lignée fossile peut n'être connue que par ses dents. Des études sur des restes dentaires d'Homininés fossiles ont ainsi permis d'identifier des modèles de morphologie dentaire spécifiques à chaque espèce de la lignée humaine et ont été utiles pour reconstruire les relations évolutives entre les différents taxons d'Homininés. Nombre d'entre-elles ont porté sur la forme de la couronne dentaire et sur les détails de la morphologie occlusale et sous-occlusale (Wood *et al.,* 1983 ; Wood, 1994 ; Bailey *et al.*, 2005 ; Guatelli-Steinberg, 2005 ; Bailey *et al.*, 2007 ; Gomez-Robles *et al.,* 2007 et 2008 ; Souday, 2008).

Des recherches antérieures (Wood *et al.,* 1987 ; Boccone *et al.*, 2006 ; Moggi-Cecchi *et al.*, 2007) sur les dimensions de la couronne dentaire et les proportions des cuspides se sont avérées être un moyen utile d'identifier les différences taxonomiques entre les homininés fossiles du Pliocène et du Pléistocène. Le Pliocène est la plus récente des subdivisions de l'ère tertiaire (de 5,5 Ma à 1,8 Ma) et c'est avec l'Holocène l'une des deux subdivisions du Quaternaire (Julien, 2017).

Une technique de mesure des zones pour chaque cuspide de la première molaire maxillaire (M^1) a été mise en évidence dans des études dès 1988 par Wood *et al.,* en 2004 par Bailey *et al.* et plus récemment par Quad *et al.* en 2009. Une photographie occlusale de chaque dent est prise avec le bord cervical orienté perpendiculairement à l'axe de la lentille de la caméra et une échelle millimétrique est incluse dans chaque photo. Cette technique a permis de produire des résultats fiables entre les observateurs lorsqu'ils sont appliqués à des zones de cuspide (Hills *et al.*, en 1983). Ces différentes études ont examiné la taille de chacune des quatre cuspides principales l'une par rapport à l'autre pour étudier les changements dans les relations des cuspides (par exemple le paracône plus grand ou plus petit que le métacône).

Il a ainsi été identifié des différences dans la taille de la couronne de la première molaire maxillaire et dans les proportions des différentes cuspides au sein du genre *Homo*. La **réduction globale de la taille de la couronne** de la première molaire maxillaire (M^1) apparait visiblement en deux étapes principales au cours de l'évolution. La première étape (réduction d'environ 17%) est associée à l'émergence d'*Homo ergaster* et d'*Homo erectus* (Quad *et al.*, 2009). La seconde étape (une réduction d'environ 10%) se produit chez *Homo sapiens*, mais la taille réduite de la couronne de la première molaire n'a été atteinte qu'au Paléolithique supérieur (Quad *et al.*, 2009).

Cette réduction de la taille de la couronne produit une réduction de la taille absolue de chacune des cuspides. Le paracône (cuspide mésiovestibulaire) montre une relation allométrique négative : réduction de la taille du paracône est inférieure à celle des autres cuspides de la première molaire M^1. Ainsi, la cuspide phylogénétiquement la plus

ancienne des molaires supérieures semble aussi être la cuspide la plus stable (du moins pour M^1). Le changement le plus frappant dans les proportions de la cuspide M^1 est un changement dans la taille relative du paracône et du métacône. La combinaison d'un petit paracône et d'un grand métacône caractérise généralement les spécimens attribués à l'*Homo* précoce, et la présence de ce caractère chez *Australopithecus* et *Paranthropus* suggère qu'il peut représenter l'état primitif pour la dernière partie du clade Homininés (Quad *et al.*, 2009).

En revanche, presque tous les taxons d'*Homo* plus récent, à l'exception de l'*Homo antecessor*, montrent un paracône relativement grand et un métacône relativement petit. Ce changement dans la relation entre les tailles relatives du paracône et du métacône est lié à une réduction isométrique de la taille absolue du métacône, dans un contexte de stabilité relative de la taille du paracône alors que la taille de la couronne diminue. Parmi les *Homo*, les taxons plus récents comme *Homo heidelbergensis* et *Homo neanderthalensis* montrent une réduction supplémentaire du métacône et un élargissement de l'hypocône. Des échantillons fossiles et contemporains d'*Homo sapiens* montrent une tendance à augmenter la taille relative du protocône et à diminuer la taille relative de l'hypocône. (Boccone *et al.*, 2006)

Bien qu'une certaine variation ait été documentée parmi les taxons fossiles, Quad et al. en 2009 suggèrent que les tailles relatives du paracônes et du métacônes de M^1 peuvent être utiles pour différencier les premiers membres de notre genre *Homo*.

La morphologie de la première molaire maxillaire (M^1) est la moins variable chez les Homininés du Pléistocène (Bailey en 2002). Ainsi, les différences anatomiques de la première molaire maxillaire (M^1) (critère le plus sain pour faire des inférences évolutives chez les fossiles (Lieberman, 1995)) devraient refléter plus fidèlement la différenciation génétique sous-jacente entre les populations. La taille des cuspides au sein des premières espèces du genre *Homo* montre des valeurs moyennes plus élevées que celles des membres plus récents du genre (Bailey *et al.*, en 2004). La taille absolue du métacône est significativement plus grande dans l'échantillon des *Homo* précoces, que dans tous les taxons d'*Homo* plus récents (Quad *et al.*, 2009). Ainsi, chez les *Homo* plus tardifs, *H. erectus* montre une réduction de la surface relative du métacône et une augmentation de la surface relative du paracône. A l'exception de *H. antecessor*, le même modèle est observé dans les autres taxons d'*Homo* plus tardifs, et un petit métacône a été mis en avant comme une caractéristique dérivée possible de la lignée de *H. heidelbergensis* / *H. neanderthalensis* (Bailey *et al.*, 2004).

A mesure que la taille de la couronne dentaire diminue, la taille absolue du paracône diminue. Cependant, la réduction de la taille des paracônes est plus faible que pour les autres cuspides de la première molaire maxillaire, ce qui entraîne une augmentation de la taille relative des paracônes à mesure que la taille des dents diminue (Moggi-Cecchi *et al.*, en 2007).

Au total, des quatre principales cuspides, le paracône a été le premier à changer sa taille relative, suivie ensuite par le métacône, puis le protocône et enfin l'hypocône.

Malgré une légère augmentation de la surface relative des paracônes, les premiers spécimens d'*Homo* montrent généralement cette même relation. Ainsi, cela semble représenter la condition primitive du genre *Homo*. Dans les taxons qui suivent, plus tardifs, y compris l'*H. ergaster* et l'*H. erectus*, les relations de surface relative se sont déplacées de sorte que la surface relative du paracône est plus grande que celle du métacône. Nous nous réfèrerons à ce changement dans les proportions de cuspide comme le **«changement paracône / metacône»**. Ainsi, le changement paracône / métacône semble marquer une frontière entre deux ères au sein du genre *Homo* (Quad *et al.*, 2009). En effet, chez 83% des spécimens d'*Australopithecus* et de *Paranthropus*, la surface relative du métacône dépasse celle du paracône (Johanson *et al.*, 1974). Moggi-Cecchi et Boccone ont montré en 2007 qu'un métacône plus grand qu'un paracône est le modèle prédominant pour les M^1 au sein de l'échantillon d'homininés précoces d'Afrique australe.

Chez les jeunes spécimens d'*Homo* (<2,0 Ma), ce modèle primitif est également reconnu (Quad *et al.*, 2009). La forte prévalence d'un métacône relatif > paracône relatif chez *Australopithecus* et *Paranthropus* suggère que les dents appartenant aux fossiles assignés à l'*Homo* précoce préservent la condition primitive probable pour le clade d'Homininés.

Le modèle opposé à une zone de métacône relative plus grande que celle du paracône (c'est-à-dire paracône relatif > metacône relatif) est observé dans la plupart des taxons *Homo* postérieurs, plus récents, et ce changement est le changement le plus frappant dans les proportions de cuspide de M^1 dans le genre *Homo*. Ces proportions de cuspides dérivées se retrouvent dans 80% des spécimens d'*H. erectus* ainsi que chez presque tous les membres récents du genre *Homo*. Les dents appartenant à *H. heidelbergensis* / *H. neanderthalensis* montrent 100% cette morphologie dérivée, mais la condition primitive se retrouve à basse fréquence à la fois dans le Paléolithique supérieur et chez *H. sapiens sapiens*.

Les résultats de l'étude de Bermúdez de Castro *et al.* (1999) suggèrent que *H. antecessor* ressemble à des spécimens d'*Homo* récent dans quasi toutes ses proportions de cuspide. Cependant cette espèce ne montre aucun signe du changement paracône/ métacône. Cela suggère que les origines évolutives de l'*H. antecessor* peuvent être tracées à partir d'une population qui n'avait pas subi le changement « paracône / métacône » et qui caractérisait les premiers *Homo*.

Tous les changements morphologiques de taille et de proportion de cuspide de la première molaire maxillaire M^1 au cours de l'évolution de la lignée humaine, sont présentés dans le tableau 1 ci après.

La forme de la couronne externe de M^1 chez les Homininés a été récemment quantifiée à l'aide de la morphométrie géométrique tridimensionnelle (Gómez-Robles, 2007). Les résultats suggèrent que l'*Hom*o précoce partage la forme de la couronne présumée primitive avec *Australopithecus* et *Paranthropus,* alors que les *H. heidelbergensis* / *H. Neanderthalensis* ont un contour de couronne M^1 distinctif.

L'étude de Quad *et al.* en 2009 a documenté un hypocône relativement grand pour les *H. heidelbergensis* / *H. Neanderthalensis*, ce qui peut contribuer à leur contour distinctif de la couronne (Gómez-Robles, 2007 ; Souday, 2008).

Pour conclure, la réduction de la couronne commençant par *H. ergaster* et *H. erectus* coïncide avec l'apparition de la condition dérivée. Tous les taxons d'*Homo* plus récents, à l'exception de l'*H. antecessor*, montrent cette condition dérivée d'un paracône relativement grand et d'un métacône relativement petit et le changement des proportions des cuspides « paracône / métacône » ou « paracône/metacône shift ». Cette relation de surface de cuspide relative de métacône plus grande que le paracône est la condition primitive pour la dernière partie du clade d'homininés. Les modifications subséquentes des proportions des cuspides dans le genre *Homo* semblent être largement associées à deux étapes principales dans la réduction de la taille de la couronne de M^1. La réduction de sa taille dans le paléolithique supérieur et chez l'*H. sapiens* contemporain est associée à une réduction supplémentaire de la taille relative de l'hypocône et à une augmentation de la taille relative du protocône. Ainsi, les changements majeurs dans les proportions de cuspide de M^1 dans le genre *Homo* sont largement associés à la réduction dentaire. Le modèle de proportion de cuspides pour ces différents taxons d'Hominines semble donc avoir une certaine importance taxonomique.

Tableau 1. Évolution des caractéristiques morphologiques de la première molaire maxillaire au sein de la lignée humaine. (David Bergs d'après Wood *et al.*, 1987 ; Boccone *et al.*, 2006 ; Moggi-Cecchi *et al.*, 2007 ; Bailey *et al.*, 2007 ; Gómez-Robles, 2007 ; Souday, 2008 ; Quad *et al.*, 2009)

Caractéristiques morphologiquesde M^1 Espèces de la lignée humaine	Taille de la couronne de M^1	Taille du paracône ou cuspide mésiovestibulaire	Taille du métacône ou cuspide distovestibulaire	Taille de l'hypocône ou cuspide distopalatine	Taille du protocône ou cuspide mésiopalatine	Forme du contour de la couronne
Australopithecus	**+++**	**Petit paracône**	**Grand métacône**	Stabilité jusqu'à la lignée *H. heidelbergensis* / *H. neanderthalensis*	Pas de changement marquant	**Similaire de l'*Australopithecus* jusqu'à l'*H. antecessor*** ***Forme primitive***
Paranthropus	**+++**	**Petit paracône**	**Grand métacône**	Stabilité jusqu'à la lignée *H. heidelbergensis* / *H. neanderthalensis*	Pas de changement marquant	**Similaire de l'*Australopithecus* jusqu'à l'*H. antecessor*** ***Forme primitive***
Homo ergaster	**++** Réduction de 17% de la taille de la couronne	**Paracône > métacône** Stabilité relative de la taille du paracône	**Métacône < paracône** Réduction isométrique de la taille absolue du métacône	Stabilité jusqu'à la lignée *H. heidelbergensis* / *H. neanderthalensis*	Pas de changement marquant	**Similaire de l'*Australopithecus* jusqu'à l'*H. antecessor*** ***Forme primitive***
Homo erectus	**++**	**Paracône > métacône** [illegible]	**Métacône < paracône** métrique de la taille étacône	Stabilité jusqu'à la lignée *Homo Heidelbergensis* / *Homo neanderthalensis*	Pas de changement marquant	**Similaire de l'*Australopithecus* jusqu'à l'*H. antecessor*** ***Forme primitive***
Homo antecessor	**++**	**Paracône = métacône** Exception pour cette espèce, pas de changement paracône/ métacône	**Paracône = métacône** Exception pour cette espèce, pas de changement paracône/ métacône	Stabilité jusqu'à la lignée *Homo Heidelbergensis* / *Homo neanderthalensis*	Pas de changement marquant	**Similaire de l'*Australopithecus* jusqu'à l'*H. antecessor*** ***Forme primitive***
Homo heidelbergensis	**++**	**Paracône > métacône**	**Métacône < paracône**	**Augmentation de la taille de l'hypocône**	Pas de changement marquant	**Spécifique à la lignée *H. heidelbergensis* / *H. neanderthalensis***
Homo neanderthalensis	**++**	**Paracône > métacône**	**Métacône < paracône**	**Augmentation de la taille de l'hypocône**	Pas de changement marquant	**Spécifique à la lignée *H. heidelbergensis* / *H. neanderthalensis***
Homo sapiens	**++**	**Paracône > métacône**	**Métacône < paracône**	**Même taille que l'*Homo neanderthalensis***	**Augmentation de la taille du protocône**	**Typique à l'*Homo sapiens***
Homo sapiens **(période Paléolithique)**	**+** Réduction de 10% supplémentaires de la taille de la couronne	**Paracône > métacône**	**Métacône < paracône**	**Légère diminution de la taille de l'hypocône**	**Augmentation de la taille du protocône**	**Typique à l'*Homo sapiens***

5. Morphologie dentaire de la première molaire maxillaire chez *Homo sapiens sapiens*.

La première molaire maxillaire est la seule de toutes les dents humaines dont la face palatine est plus large que la face vestibulaire (Brun *et al.*, 2003), évitant de la confondre avec la seconde molaire maxillaire permanente, « dent de 12 ans », ou la seconde molaire lactéale maxillaire (Lautrou, 1997). C'est la molaire la plus mésiale et la première des molaires à faire son éruption à l'âge de 6 ans. La face palatine comporte, parfois, un tubercule mésiopalatin supplémentaire : le tubercule de Carabelli (Figure 12) plus ou moins développé.

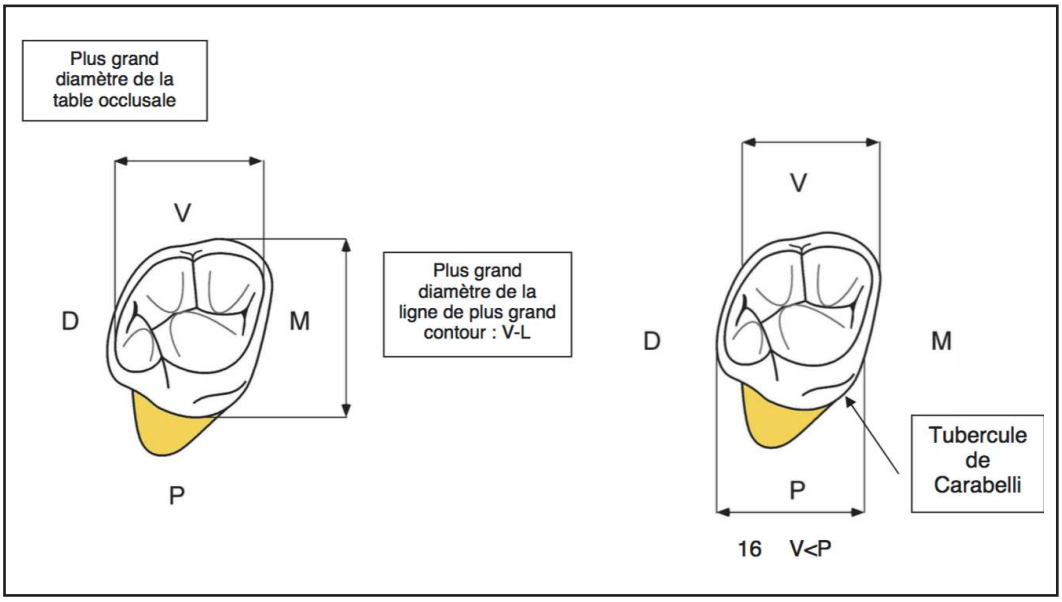


Figure 12 : Table occlusale de la première molaire maxillaire et position du tubercule de Carabelli *(Brun et al., 2003)*

À partir de l'ouvrage de Maurice Crétot (2009) intitulé «*l'arcade dentaire humaine : morphologie»*, nous allons détailler la morphologie de la première molaire maxillaire, essentiellement **sa face occlusale** de forme globalement trapézoïde à grande base mésiale (Lautrou, 1997), sa face palatine est plus large que sa face vestibulaire et sa face mésiale est plus large que sa face distale (Lautrou, 1997).

On observe, en vue occlusale, la ligne de plus grand contour de la dent. La face occlusale est cerclée par une **crête périphérique** : tout ce qui est à l'intérieur de celle-ci est dit interne et tout ce qui est à l'extérieur de la crête est dit externe. La dent présente des **crêtes marginales,** mésiale et distale, avec pour chacune d'entre-elles, une arête, un pan ou versant interne et un pan ou versant externe. De plus, des **fossettes marginales mésiale et distale** généralement à 3 pans, sont reliées par le **sillon intercuspidien central mésiodistal** séparant les cuspides vestibulaires des cuspides palatines. On retrouve sur le trajet du sillon central reliant les deux fossettes marginales, deux dépressions centrales : **la fosse centrale mésiale et la fosse centrale distale**,

généralement à 4 pans. Sur les faces vestibulaire et palatine se trouvent, respectivement, **une fossette ou embrasure vestibulaire et palatine.**

Comme nous l'avons vu précédemment, la première molaire maxillaire se compose de **4 cuspides** : le paracône ou cuspide mésiovestibulaire (MV), le métacône ou cuspide distovestibulaire (DV), le protocône ou cuspide mésiopalatine (MP) et l'hypocône ou cuspide distopalatine (DP).

Afin de pouvoir bien identifier chaque structure, on peut diviser la face occlusale en 4 portions :

- portion coronaire mésiovestibulaire où se trouve la cuspide mésiovestibulaire (paracône)
- portion coronaire mésiopalatine où se trouve la cuspide mésiopalatine (protocône)
- portion coronaire distovestibulaire où se trouve la cuspide distovestibulaire (métacône)
- portion coronaire distopalatine où se trouve la cuspide distovestibulaire (hypocône)

Chaque cupide est séparée par des **sillons** : les cuspides MV et MP sont séparées par le sillon intercuspidien mésiodistal central. Les cuspides MV et DV sont séparées par un sillon intercuspidien vestibulaire interne (sur la face occlusale) et externe (longeant la face vestibulaire). Les cuspides MP et DP sont séparées par un sillon intercuspidien lingual interne (uniquement sur la face occlusale). La crête marginale mésiale est séparée des cuspides MV et MP par le sillon intercuspido-marginal mésial. La crête marginale distale est séparée des cuspides DV et DP par le sillon intercuspido-marginal distal.

Chaque **cuspide** se compose d'un pic, d'arêtes, de versants et de pans :

- **La cuspide mésiovestibulaire (MV) ou paracône :**

Elle se compose d'un **pic ou sommet** de la cuspide d'où partent :

- **4 arêtes** :
  - arête V externe
  - arête O interne
  - arêtes M et D
- **4 pans** : les 4 arêtes divisent la cuspide en 4 pans :
  - M, D du versant interne de la cuspide MV
  - M, D du versant externe de la cuspide MV

- **La cuspide distovestibulaire (DV) ou métacône :**

Elle se compose d'un **pic ou sommet** de la cuspide d'où partent :

- **4 arêtes** :
  - arête V externe
  - arête O interne
  - arêtes M et D
- **4 pans** : les 4 arêtes divisent la cuspide en 4 pans :
  - M, D du versant interne de la cuspide DV
  - M, D du versant externe de la cuspide DV

- **La cuspide mésiopalatine (MP) ou protocône :**

Elle se compose d'un **pic ou somme**t de la cuspide d'où partent :

- **4 arêtes** :
  - arête P externe
  - arête O interne
  - arêtes M et D
- **4 pans** : les 4 arêtes divisent la cuspide en 4 pans :
  - M, D du versant interne de la cuspide MP
  - M, D du versant externe de la cuspide MP

- **La cuspide distopalatine (DP) ou hypocône :**

Elle se compose d'un **pic ou sommet** de la cuspide d'où partent :

- **4 arêtes** :
  - arête P externe
  - arête O interne
  - arêtes M et D
- **4 pans** : les 4 arêtes divisent la cuspide en 4 pans :
  - M, D du versant interne de la cuspide DP
  - M, D du versant externe de la cuspide DP

La particularité de la première molaire maxillaire est le **pont d'émail** qui est la réunion entre l'arête occlusale interne du métacône (cuspide DV) et l'arête occlusale interne du protocône (cuspide MP) (Maurice Crétot, 2009).

Une cuspide surnuméraire est fréquemment rencontrée à la face palatine du protocône (cuspide MP) (Scoot et Turner, 1997). Cette cuspide surnuméraire est présente à fréquence variable dans toute l'humanité (Turner *et al.*, 1998). Sa taille est également variable et afin de pouvoir la décrire et la comparer entre différentes espèces ou population, différentes classifications de son expression ont été mises au point dès les années 1940 (Dietz, 1944 ; Shapiro, 1949 ; Scoot et Turner, 1997). La plus récente de ces classification fait l'objet d'une description plus étendue dans la partie 2 de cette thèse.

6. Morphologie dentaire de la première molaire maxillaire dans le genre *Pan*.

Les premières molaires maxillaires du genre *Pan* ont **quatre cuspides** qui varient en taille. En général, le paracône et le protocône sont de plus grande taille que le métacône et l'hypocône. Ceci est toujours vrai pour l'hypocône; mais le protocône et le métacône peuvent être de taille égale. Un protocônule et un métacônule peuvent être présents et sont généralement plus répandus chez les gorilles et les orangs-outans et peu signalés chez les chimpanzés, bien qu'un vestige de protocônule ait été enregistré par Korenhof (1960). Le protocônule est cependant absent dans l'échantillon de chimpanzé étudié par Swindler en 2002.

Un *cingulum* palatin est assez communément retrouvé dans le genre *Pan*, apparaissant sur la face mesiopalatine du protocône de M^1. Dans l'échantillon de *Pan troglodytes* étudié par Swindler (2002), le *cingulum* lingual est présent sur M^1 dans 80% des cas, aussi bien chez les mâles que chez les femelles, chose peu surprenante puisqu'il n'y a pas de dimorphisme sexuel externe dans cette espèce.

Un *cingulum* buccal (vestibulaire) est rare chez les pnongidés; cependant la fréquence la plus élevée est retrouvée chez le chimpanzé commun : il est présent dans 33% des cas sur M^1 dans l'échantillon de chimpanzé étudié par Swindler (2002). Dans la plupart des cas, le *cingulum* buccal est limité au paracône ou alors il comble légèrement la rainure vestibulaire entre le paracône et le métacône.

Une ***crista obliqua*** relie le protocône au métacône : c'est le **pont d'émail** que nous venons de mentionner sur M^1 chez *Homo sapiens sapiens*.

La face occlusale est séparée en **trois fosses** : une fosse mésiale, ou *fovea antérior,* qui est délimitée par une *preprotocrista* en distal et une crête marginale mésiale en mésial. La fosse centrale, ou trigone central, est entre le *preprotocrista* et la *crista obliqua*. La fosse distale, ou *fovea postérior,* est entre la *crista obliqua* et la crête marginale distale. Une variabilité existe le plus souvent au niveau de la situation des *fovea antérior* et *postérior*.

Un *sulcus obliqus* (rainure distolinguale) sépare l'hypocône des autres cuspides.

Dans son étude, Swindler note en remarque qu'il « existe parfois une cuspide sur la face linguale du protocône, chez les prosimiens, les singes du nouveau et de l'ancien monde, chez les pongidés y compris le genre Pan et bien sûr, chez les humains » (Swindler, 2002). C'est cette cuspide qui correspond tubercule de Carabelli décrit dans l'espèce humaine. Il pense que le tubercule de Carabelli chez *Homo sapiens* représente un caractère homologue chez les primates : « il y a certainement une homologie entre ce tubercule chez l'Homme et un trait similaire chez les Primates ».

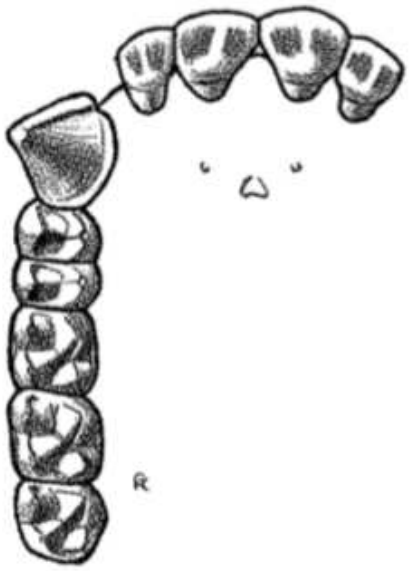


Figure 13 : Vue occlusale de l'arcade dentaire permanente d'un *Pan troglodytes* mâle
(Swindler, 2002)

PARTIE 2 : Anatomie comparée du tubercule de Carabelli au sein de la lignée humaine et de l'espèce humaine actuelle

Les caractéristiques morphologiques dentaires sont utiles pour fournir des informations pour les études phylogénétiques et génétiques ainsi que pour la compréhension des variations au sein et entre les espèces. Le tubercule de Carabelli est exprimé à plusieurs degrés et à différentes fréquences dans les populations, étant ainsi utile pour les comparer et les caractériser. Le but est d'examiner l'incidence et le degré d'expression du tubercule de Carabelli dans les différentes populations.

La cinquième cuspide des molaires supérieures ou tubercule de Carabelli est la caractéristique morphologique dentaire la plus fréquente (Mavrodisz *et al.*, 2007) et utile dans les études médico-légales, anthropologiques et ethniques. On lui donne plusieurs noms : trait de Carabelli, tubercule de Carabelli, tubercule molaire, élévation d'émail, cinquième cuspide, cuspide accessoire, proéminence mesiopalatine ou *tuberculum anormalum*. Le niveau d'expression du tubercule varie d'une simple fosse ou rainure à une cuspide bien développée. Dès lors qu'il est présent, il a été classé en un maximum de huit catégories (Cox *et al.*, 1961). Diverses classifications existent et nous allons les détailler plus loin.

Les comparaisons entre les grands groupes humains réalisées par Scott et Turner (1997) suggèrent que le tubercule de Carabelli est un bon critère pour l'étude des différentes populations dans le monde. En effet, sa fréquence d'expression est variable. Les populations européennes et, dans une moindre mesure, celles de l'Afrique sub-saharienne, montrent les fréquences les plus élevées d'expression du tubercule. Cela contraste avec les basses fréquences et l'expression faible de ce tubercule dans les populations asiatiques et asiatiques dérivées. C'est ce que nous allons développer dans les parties suivantes.

Il n'a pas encore été établi d'étiologie, de fonction ou d'importance clinique à la présence ou non de ce tubercule. Cependant, depuis sa première description en 1842 par Carabelli, il y a eu une multitude d'études effectuées sur des populations différentes, vivantes et archéologiques, portant sur la prévalence, l'expression, la taille, la forme, la symétrie, l'héritabilité, la morphogenèse et son association avec le fluor et la nutrition.

Selon les auteurs, l'apparition de ce caractère phénotypique est attribué à un gène dominant mendélien (Dietz, 1944), à l'apport de fluorures (Cox *et al.*, 1961), de vitamines et de nutriments (Paynter *et al.*, 1956) ou à la taille des mâchoires. Par conséquent, il est le résultat d'une interaction entre des facteurs génétiques et environnementaux (Biggerstaff, 1973). L'aspect le plus important du tubercule est sa variation ethnique. En effet, un contraste distinct de la prévalence est constaté entre les individus caucasiens de race blanche et les individus mongoloïdes (Dahlberg, 1951). Il semble donc être un

marqueur odonto-ethnique prédominant comme cela a été décrit par Lee et Goose en 1972. Cela justifie la probabilité génétique de son étiologie et son héritabilité.

De façon anecdotique, au début du XX^{ème} siècle, une valeur séméiologique a été attribuée au tubercule de Carabelli. En l'absence de tout autres symptômes, sa présence était, pour certains, un signe de syphilis héréditaire. On conçoit l'utilité que le tubercule de Carabelli aurait eu pour les praticiens puisque sa présence peut être facilement détectée. Cependant, dès le début du XX^{ème} siècle, cette hypothèse a été invalidée. Par exemple, Jeanselme, au cours de ses observations, montre que durant la période « faste » de cette maladie, il n'existe pas d'augmentation significative de la fréquence de présence du tubercule chez les populations exposées (Jeanselme, 1917). Ces résultats vont donc à l'encontre de cette hypothèse étiologique.

1. Première classification de l'expression du tubercule de Carabelli

L'étude des caractéristiques morphologiques dentaires et odontomètriques est importante dans la recherche anthropologique car elle peut fournir des informations objectives sur la relation phylogénétique entre les espèces, ainsi que sur ses variations au sein d'une population (Sharma, 1983 ; Palomino *et al.*, 1997). Il est communément admis que les caractéristiques dentaires telles que la taille, la forme, la présence et le nombre de cuspides ainsi que la taille des arcades dentaires, sont génétiquement déterminés (Gouse *et al.*, 1971). Pour cette raison, les caractéristiques mentionnées ci-dessus diffèrent entre les populations et les espèces et peuvent constamment évoluer en raison de la sélection naturelle et des modifications génétiques. La caractéristique dentaire la plus souvent présente est le tubercule de Carabelli. Ceci peut être utilisé pour déterminer le degré de rapport entre les populations ayant des caractéristiques ethniques différentes (Gouse *et al.*, 1971).

La classification de Dahlberg (1963) est la première méthode la plus couramment appliquée pour déterminer le degré et l'expression du tubercule de Carabelli (Kieser *et al.*, 1984). Il existe sept types de cuspides selon cette classification (figure 14) divisée par taille (Dahlberg, 1963).

Cette échelle comporte 8 grades de cuspides :

0 : Pas de crêtes verticales, de fosses ou d'autres manifestations sur la cuspide mesiopalatine.

1 : petite crête verticale et une rainure

2 : petite fosse avec rainures mineures qui va vers une dépression

3 : double crêtes verticales ou semblant de cuspide incomplète

4 : forme de « Y », rainures modérées courbées dans des directions opposées

5: petit tubercule

6 : cuspide large ou tubercule modéré

7 : large tubercule avec un sommet libre en contact avec un sillon lingual (la hauteur se rapproche souvent de celle des cuspides majeurs)

Table 1 Dahlberg's (1963) scale for the determination of degree and expression of Carabelli cusps.

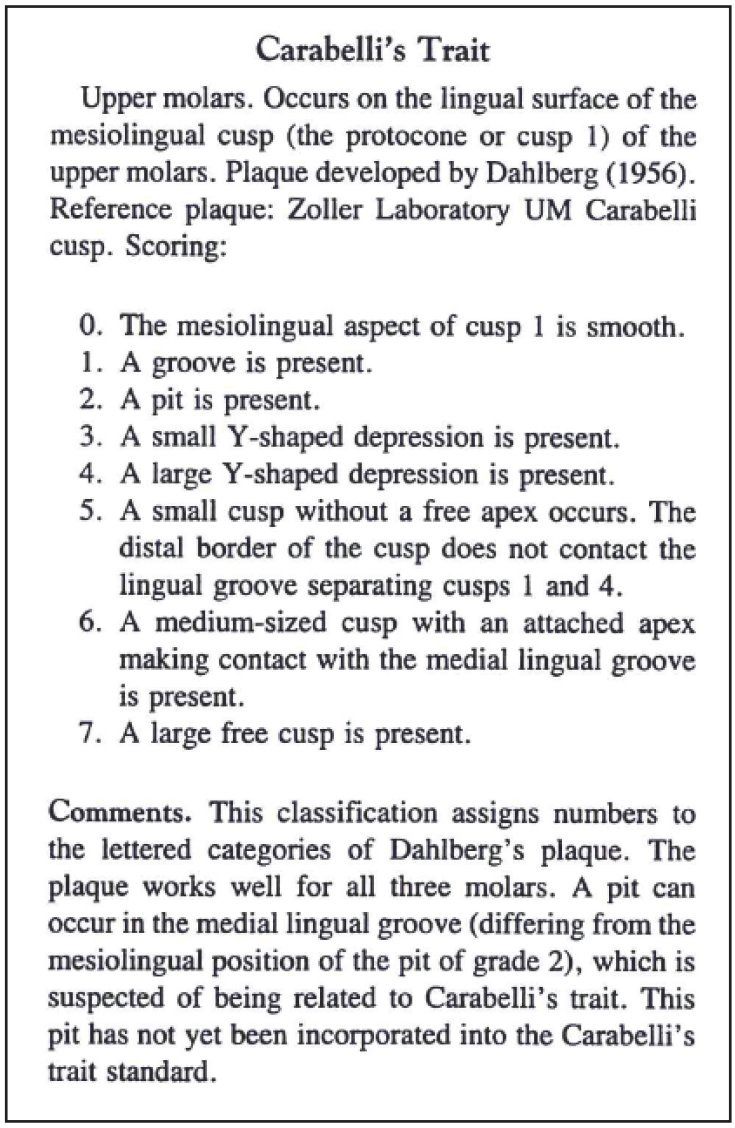
0	No vertical ridges, pits, or other manifestations on the mesiolingual cusp
1	Small vertical ridge and groove
2	Small pit with minor grooves diverging from a depression
3	Double vertical ridges or slight and incomplete cusp outline
4	Y form: moderate grooves curving in opposite directions
5	Small tubercle
6	Broad cusp outline or moderate tubercle
7	Large tubercle with free apex in contact with lingual groove (height often approximates that of major cusps)

Figure 14 : Echelle de Dahlberg (1963) permettant de déterminer le degré et l'expression du tubercule de Carabelli
(Mavrodisz et al., 2007)

2. Norme ASUDAS: critères d'une classification internationale

Afin de systématiser la description de caractères non métriques des variantes morphologiques dentaires et de garantir la comparaison des observations de différents observateurs, Turner, Nichols et Scott, de l'Université d'État de l'Arizona (États-Unis) ont mis au point en 1991 une norme, la norme ASUDAS (Arizona State University Dental Anthropology System) qui comporte un grand nombre de caractères standards simples et faciles à identifier. Chaque caractère est ensuite subdivisé en différents grades afin d'identifier des différences d'expression de ces caractères. Leur recommandation initiale est d'avoir plus de 5 grades et moins de 10 pour ne pas augmenter la complexité des descriptions. Ils ont ainsi mis au point des caractères descriptifs pour les faces occlusales, coronaires, les cuspides ainsi que pour les racines de toutes les dents et même les reliefs osseux de type *torus*. Dans cette norme, le tubercule de Carabelli est un des caractère qui

peut être décrit de façon systématisé (Figure 15). Depuis la publication des critères ASUDAS, ceux-ci ont été largement utilisés pour étudier les caractéristiques dentaires variablement présents à la surface de l'émail des dents humaines contemporaines (Turner *et al.*, 1991). Sur la base des normes élaborées par Albert Dahlberg en 1956, les critères ASUDAS divisent ainsi le tubercule de Carabelli en huit catégories, allant de l'expression d'un léger sillon à une cuspide supplémentaire autonome (Figure 15).



Carabelli's Trait

Upper molars. Occurs on the lingual surface of the mesiolingual cusp (the protocone or cusp 1) of the upper molars. Plaque developed by Dahlberg (1956). Reference plaque: Zoller Laboratory UM Carabelli cusp. Scoring:

0. The mesiolingual aspect of cusp 1 is smooth.
1. A groove is present.
2. A pit is present.
3. A small Y-shaped depression is present.
4. A large Y-shaped depression is present.
5. A small cusp without a free apex occurs. The distal border of the cusp does not contact the lingual groove separating cusps 1 and 4.
6. A medium-sized cusp with an attached apex making contact with the medial lingual groove is present.
7. A large free cusp is present.

Comments. This classification assigns numbers to the lettered categories of Dahlberg's plaque. The plaque works well for all three molars. A pit can occur in the medial lingual groove (differing from the mesiolingual position of the pit of grade 2), which is suspected of being related to Carabelli's trait. This pit has not yet been incorporated into the Carabelli's trait standard.

Figure 15 : Grades d'expression du tubercule de Carabelli dans la norme ASUDAS
(Turner, Nichols et Scott, 1991)

Un peu plus tard, Ortiz a perfectionné la partie Carabelli de la norme ASUDAS dans des travaux publiés avec son équipe en 2012. En effet, il a été démontré que les reliefs sur la surface du protocône peuvent être des marqueurs taxonomiques utiles (Robinson, 1956 ; Van Reenen *et al.*, 1995 ; Swindler, 2002). La figure 16 illustre les différentes manifestations morphologiques du tubercule de Carabelli chez *Homo sapiens* suivant la classification ASUDAS mais observées cette fois en micro-scanner. Ce type d'analyse permet d'avoir une analyse fine des reliefs à la fois au niveau de la jonction émail-dentine et leur répercussion au niveau de la surface amélaire. On retrouve ainsi les 8 grades propre à la norme ASUDAS initiale :

(a) grade 0 : la région mésiopalatine est lisse
(b) grade 1 : une rainure est présente
(c) grade 2 : une fosse est présente
(d) grade 3 : une petite (ou moyenne) dépression en forme de « Y » est présente
(e) grade 4 : une grande dépression en forme de « Y » est présente
(f) grade 5 : une petite cuspide apparaît. La frontière distale de la pointe cuspidienne ne touche pas la rainure linguale séparant l'hypocône du protocône
(g) grade 6 : une cuspide de taille moyenne, où il existe un contact avec la rainure linguale, est présente
(h) grade 7 : une grosse cuspide est présente.

On pourra noter qu'il y a parfois des différences d'expression entre ce qui est observé à la jonction émail dentine et ce qui en résulte au niveau de la surface externe de l'émail.

Il existe différents degrés d'expression :

Les **expressions mineures** se caractérisent par un sillon peu profond ou une légère fosse (Figure 16 b et c).

Les **expressions modérées** du tubercule de Carabelli sont généralement représentées par une dépression en forme de Y (Figure 16 d et e). Cependant, à la jonction émail dentine, ces dépressions ont tendance à être plus prononcées que celles à la surface externe de l'émail.

Les **expressions mineures et modérées** du tubercule de Carabelli à la jonction émail dentine et à la surface externe de l'émail sont limitées à la cuspide mésiopalatine ou protocône.

En revanche, les **expressions marquées** peuvent atteindre le sillon palatin, mais s'étendent rarement sur l'hypocône (cuspide distopalatine).

Les **expressions intermédiaires et marquées** peuvent également laisser apparaître une crête qui part du sommet du protocône jusqu'au tubercule de Carabelli, qui a été appelé le « crête cingulaire du protocône » par Korenhof (1960). Pour tous les types d'expression considérée, et contrairement à ce qui se passe chez les *Pan*, on ne retrouve aucune relation entre le tubercule de Carabelli et la crête marginale mésiale.

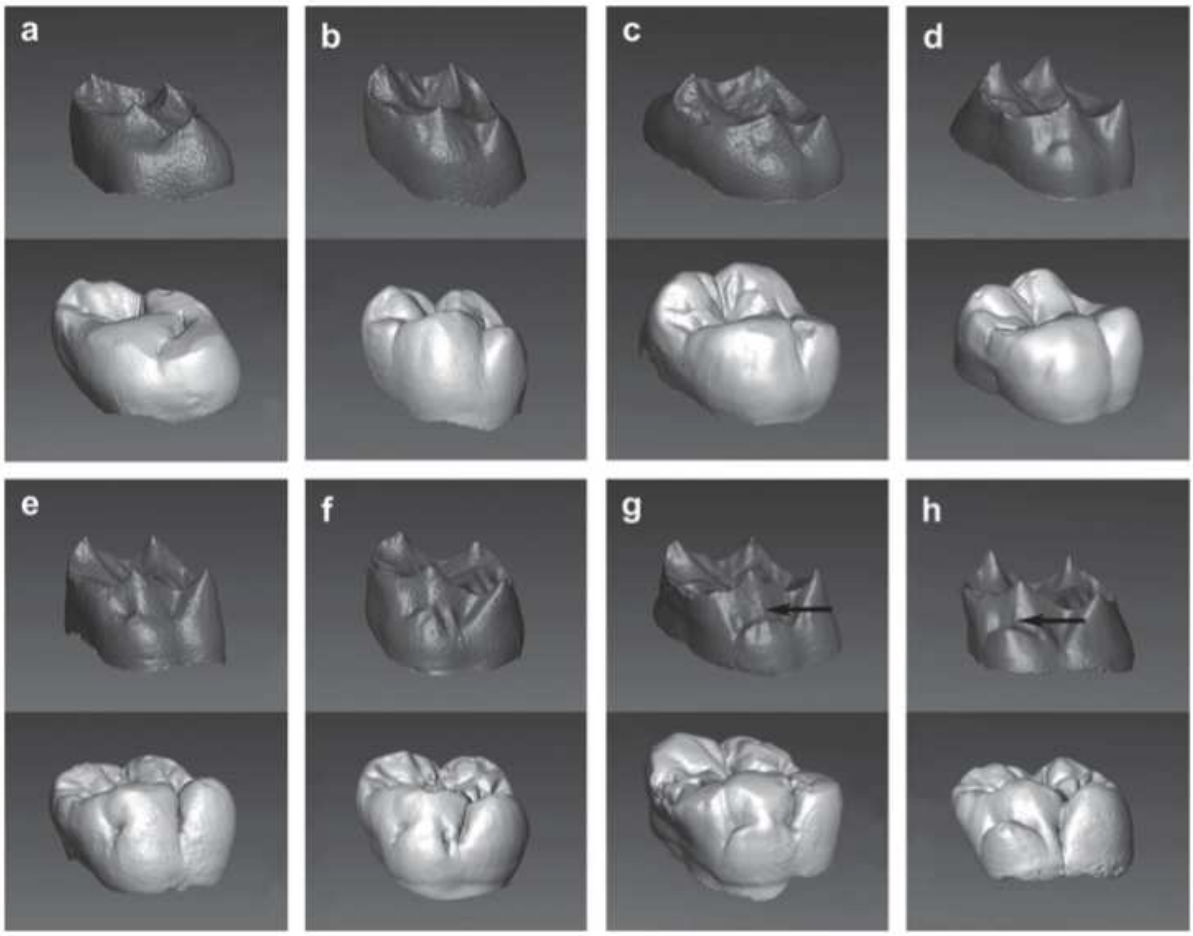


Figure 16 : Les différentes catégories d'expression du tubercule de Carabelli à la jonction émail dentine chez *Homo sapiens* suivant la classification ASUDAS

Les dents utilisées pour cet échantillon sont des molaires maxillaires gauche; la face mésiale est située à la gauche de la surface palatine sur chaque image. La surface de l'émail de chaque échantillon est présentée dans la ligne inférieure de chaque image.

(Ortiz et al., 2012)

3. Différences au sein de la lignée humaine : présence du tubercule de Carabelli et évolution de sa morphologie au cours du temps

3.1. Populations anciennes

Bien que la présence et le degré d'expression du tubercule de Carabelli ainsi que d'autres caractéristiques dentaires aient souvent été utilisés dans l'analyse phylogénétique parmi les membres disparus du genre *Homo* (Wood *et al.*, 1988 ; Bailey, 2002 ; Guatelli-Steinberg, 2005 ; Martinon-Torres *et al.*, 2007 ; Martinon-Torres *et al.*, 2008 ; Martinon-Torres *et al.*, 2012), une étude descriptive et de synthèse approfondie des différentes manifestations mésiopalatines présentes dans ce clade et au cours du temps n'a pas encore été entreprise. Il semble, cependant, que le tubercule de Carabelli, comme décrit dans la classification ASUDAS, soit absent dès l'origine du genre *Homo* car les recherches et découvertes ont montré qu'au moins quelques spécimens de ce groupe présentent un *cingulum* le long de la surface palatine des molaires maxillaires (Tobias *et al.*, 1991).

Les premières investigations sur les dents d'*Homo erectus* par Weidenreich en 1937 n'ont trouvé aucune trace de ce tubercule ou *cingulum* palatin sur 23 molaires maxillaires examinées à Zhoukoudian. Cependant une « rainure » a été trouvée chez des *Australopithecus* (Dahlberg, 1963). Pour contraste, en 2008, l'analyse des restes dentaires de Dmanisi, un *Homo erectus* trouvé en Géorgie, a montré l'expression légère d'un tubercule de Carabelli sur deux échantillons nommés D2882 et D2700. Bien qu'il n'avait pas la morphologie typique d'un tubercule de Carabelli, les manifestations observées dans les échantillons de D2882 et D2700 semblent similaires à certaines expressions présentes dans les espèces Homo apparues plus tard (Martinón-Torres *et al.*, 2007). En outre, au moins un spécimen d'*Homo antecessor* (ATD6-11) montre ce qui semble être un tubercule de Carabelli (Gómez-Robles, 2011). Martinón-Torres *et al.* en 2012 ont fait une analyse de restes dentaires de primates de Los Huesos et ils ont montré que l'expression du tubercule de Carabelli dans ces échantillons varie de ASUDAS grade 1 à grade 4.

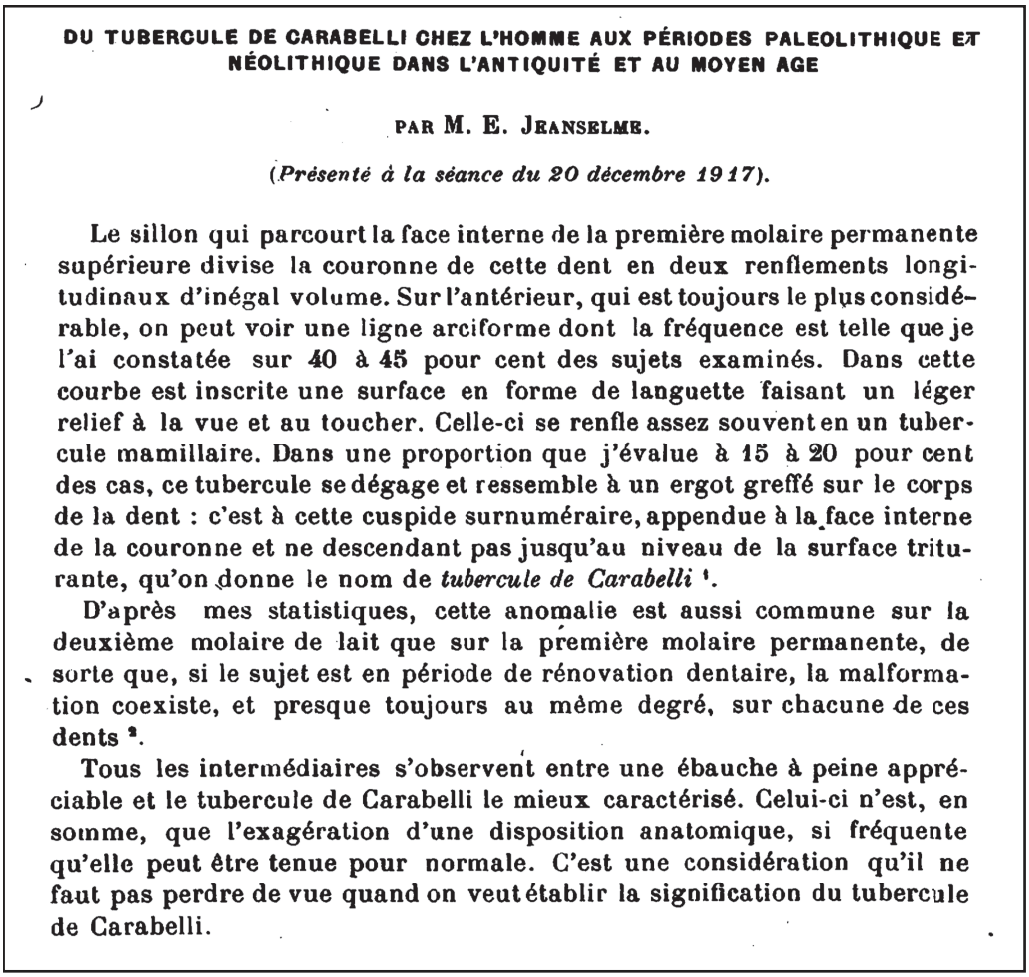
Une réelle cuspide est trouvée chez les *Homo neanderthalensis* selon Bailey (2002 et 2008). Dahlberg en 1963 suggérait la présence de ce tubercule pour le même groupe d'*Homo*. De même, au début du siècle, Adloff (1908) et Garjanovic-Kramberger (1906) ont observé le tubercule sur les molaires de l'*Homo sapiens neanderthalensis* à Krapina (Croatie). Il en a été conclu que c'est une caractéristique humaine primitive en raison de sa rareté chez les Hominoïdes. De nombreux auteurs ont reconnu la cuspide comme un reste du *cingulum* basal.

Par conséquent, il a été suggéré une évolution du tubercule de Carabelli d'une simple rainure à une cuspide bien développée (Dahlberg en 1963).

L'apparition des cuspides et des fosses chez les Australopithèques comme rapporté par Robinson en 1956 et l'apparition de celles-ci chez les Néandertaliens (Krapina) observée par Garjanovic-Kramberger en 1906 semblent être des évidences du développement évolutif du tubercule pour les molaires maxillaires.

Robinson, en 1956, pense ainsi que c'est une caractéristique commune des hominidés, présent des australopithèques jusqu'à aujourd'hui et a donc une signification évolutive.

En 1917, Edouard Jeanselme étudie ce relief dans son article « *Du tubercule de Carabelli chez l'Homme aux périodes paléolithique et néolithique dans l'antiquité et au moyen Age* ». Il donne une définition francophone très précise du tubercule de Carabelli que nous avons reproduite ci-dessous (figure 17).



DU TUBERCULE DE CARABELLI CHEZ L'HOMME AUX PÉRIODES PALEOLITHIQUE ET NÉOLITHIQUE DANS L'ANTIQUITÉ ET AU MOYEN AGE

PAR M. E. JEANSELME.

(*Présenté à la séance du 20 décembre 1917*).

Le sillon qui parcourt la face interne de la première molaire permanente supérieure divise la couronne de cette dent en deux renflements longitudinaux d'inégal volume. Sur l'antérieur, qui est toujours le plus considérable, on peut voir une ligne arciforme dont la fréquence est telle que je l'ai constatée sur 40 à 45 pour cent des sujets examinés. Dans cette courbe est inscrite une surface en forme de languette faisant un léger relief à la vue et au toucher. Celle-ci se renfle assez souvent en un tubercule mamillaire. Dans une proportion que j'évalue à 15 à 20 pour cent des cas, ce tubercule se dégage et ressemble à un ergot greffé sur le corps de la dent : c'est à cette cuspide surnuméraire, appendue à la face interne de la couronne et ne descendant pas jusqu'au niveau de la surface triturante, qu'on donne le nom de *tubercule de Carabelli* [1].

D'après mes statistiques, cette anomalie est aussi commune sur la deuxième molaire de lait que sur la première molaire permanente, de sorte que, si le sujet est en période de rénovation dentaire, la malformation coexiste, et presque toujours au même degré, sur chacune de ces dents [2].

Tous les intermédiaires s'observent entre une ébauche à peine appréciable et le tubercule de Carabelli le mieux caractérisé. Celui-ci n'est, en somme, que l'exagération d'une disposition anatomique, si fréquente qu'elle peut être tenue pour normale. C'est une considération qu'il ne faut pas perdre de vue quand on veut établir la signification du tubercule de Carabelli.

Figure 17 : Introduction de l'article de M.E. Jeanselme
(Jeanselme, 1917)

Jeanselme (1917) observe, sur de nombreux crânes auxquels il a eu accès à la Société d'Anthropologie de Paris, une variabilité d'expression entre des populations actuelles et anciennes. Il affirme que le tubercule de Carabelli existe « chez les populations africaines et asiatiques, les Malgaches, les Indiens du Nouveau-Monde et les insulaires du Pacifique ». L'examen de crânes plus anciens lui a également permis de faire des constatations intéressantes. Il a eu accès à des crânes du muséum d'Histoire Naturelle de Paris, crânes encore actuellement étudiés, comme le crâne Pech-de-l'Azé (Dordogne) ou aux informations concernant le site de Krapina (Croatie) comportant une

importante proportion de restes Néandertaliens servant encore actuellement de site de référence en Europe concernant cette période. Les résultats de Jeanselme sont présentés dans le tableau 2.

Tableau 2 : Tableau récapitulatif des découvertes faites sur des crânes d'*Homo sapiens sapiens* au cours du temps, du Néolithique jusqu'au XIX^{ème} siècle par Jeanselme. *(David Bergs d'après Jeanselme, 1917)*

Périodes	Type d'échantillons retrouvés, zones de découverte, forme du tubercule
Néolithique **-9000 à -3000**	• Crâne d'un sujet jeune, présence du tubercule sur la partie antéro-supérieure de la face palatine. Découverte dans la caverne de Lombrives en Ariège. • Crâne d'un sujet jeune, présence d'un tubercule très développé sur la première molaire permanente des deux côtés. Découverte à la galerie couverte de Chamant près de Senlis. • Tubercule de Carabelli très net sur une série de restes osseux et crânes issus des dolmens d'Algérie et de la caverne du Mont-Maigre, près d'Orrouy (Oise).
Antiquité **-3000 à 476**	• Présence du tubercule de Carabelli sur des crânes provenants de sépultures de la Haute-Egypte issues de la Nécropole de Meir et de la Nécropole de Medinet-Ghoran.
Période Gallo-Romaine **-52 à 486**	• Collection de crânes gaulois de Saint-Etienne-au-Temple (4 crânes gallo-romains et 6 crânes gaulois) : tubercule de morphologie très typique présent sur la première molaire permanente à droite et à gauche sur le renflement antérieur de la face palatine. • Présence de tubercule de Carabelli sur un crâne gaulois de la Marne et un crâne gallo-romain de Langres.
Moyen-Age **476 à 1492**	• 125 crânes du Moyen-Age retrouvés au cimetière de l'île de la Cité à Paris (découvert en 1861), présence du tubercule dans **42%** des cas. • 147 crânes du XI^{ème} siècle présent au Museum d'Histoire Naturelle de Hongrie : présence du tubercule à **34%** sur les premières molaires permanentes supérieures.
Période qui s'étend du XII^{ème} siècle au XVIII^{ème} siècle	• Collection de crânes provenant de l'ancien cimetière des innocents : 6 tubercules retrouvés (plus ou moins développés) sur les 19 crânes analysables, soit une présence dans **31,5%** des cas.

3.2. Populations actuelles

Les premières études menées par Bolk en 1915 ont montré 17,4% de tubercules complètement développés et 44,2% des tubercules incomplètement développés chez 2325 enfants européens. Dietz (1944) a fait une enquête sur l'incidence du tubercule de Carabelli chez 732 hommes de l'armée américaine à l'origine ethnique non identifiée : le tubercule est présent chez 72,3% des hommes. Kraus en 1951 et Alvesalo en 1975 ont admis que les caractéristiques dentaires peuvent être divisées en types «occidentaux» (y compris la cuspide de Carabelli) et types « orientaux ». Alvesalo *et al.* (1975) ont trouvé une fréquence du tubercule de Carabelli élevée chez les Européens, 70 à 90%, mais plus faible dans les populations orientales. Sur la base de cette dernière étude, nous allons séparer les populations caucasiennes ou « europoïdes » et africaines, des populations « mongoloïdes » ou asiatiques, afin d'évaluer et comparer la fréquence dans ces deux groupes.

‣ *Populations « europoïdes » (ou caucasiennes) et africaines*

Une étude de Mavrodisz (2007) utilise l'échelle de Dahlberg pour calculer la prévalence. L'étude a été faite pour analyser l'incidence et le degré d'expression de la cuspide de Carabelli dans la population hongroise contemporaine. L'étude a été réalisée sur un échantillon de 600 enfants âgés de 7 à 18 ans, 304 de sexe masculin et 296 de sexe féminin. L'échantillon provient du département d'orthodontie de l'Université Semmelweis de Budapest en Hongrie. Selon l'échelle Dahlberg, dans le groupe contemporain, la prévalence des plus petites cuspides était de 11,3% et celle de la plus grande de 3,6%. Les résultats de la présente étude ont montré une prévalence de 65,34% dans ce groupe contemporain, ce qui est inférieur à la moyenne européenne.

Kraus (1951) et Alvesalo *et al.* (1975) ont décrit les caractéristiques dentaires (qui comprend le tubercule de Carabelli) pour les populations d'Ouest et de l'Est. Les Caucasiens montrent une fréquence élevée par rapport aux populations orientales (Hsu *et al.*, 1997). Pour corréler la fréquence du tubercule de Carabelli avec les différents types de populations, Hsu a réalisé une classification par prévalence : élevée lorsque la fréquence est supérieure à 2/3, modérée lorsque la fréquence est comprise entre 1/3 et 2/3 et faible lorsque la fréquence est inférieure 1/3. Une prévalence élevée de 83,5% a été enregistré chez 200 enfants américains originaires du nord ouest européen (Meredith et Hixon, 1954). Dans cette population, 16% n'avaient pas de tubercule (Meredith et Hixon, 1954) tout comme les Esquimaux de l'est du Groenland (Pederson, 1949). Une prévalence élevée de 79% est observée chez les Finlandais (Alvesalo *et al.*, 1975), 80% pour les Aborigènes d'Australie (Townsend et Brown, 1981), 79,2% chez les sud Africains (Keiser, 1984), 78,4% chez les Nigérians (Salako *et al.*, 1993). Les Russes avec 50% (Batujeff, 1896), les Brésiliens avec 51,6% (Ferreira *et al.*, 2010) et 57,8% (Sousa *et al.*, 2000) et les Européens d'origine diverse (Diamond, 1952) présentent une prévalence modérée. De Terra (1905) a trouvé 6,45% de cuspides entièrement développées et 11,6% de cuspides incomplètement développées chez les Européens récents. Dahlberg (1951) a constaté

que 41% des blancs américains contemporains présentent la cuspide sur leurs premières molaires maxillaires. Kallay (1957) a également trouvé la cuspide chez 52,13% d'enfants Yougoslaves.

‣ *Populations « mongoloïdes » (asiatiques et orientales)*

Comme dans Solako & Bello (1998) et Shethri (2011), la prévalence du tubercule a été recherchée dans la **population saoudienne** par Sadatullah *et al.* en 2012. L'objectif de cette étude était d'évaluer la prévalence de ce tubercule chez les garçons de 15-20 ans de toutes les écoles secondaires de la ville méridionale d'Abha. Au total, 917 étudiants saoudiens âgés de 15 et 17 ans ont été sélectionnés. Le tubercule a été enregistré comme présent ou absent sur 16/26 et 17/27. Le dimorphisme sexuel n'a pas été évalué, l'étude portant que sur les garçons. Un aspect lisse mésiopalatin des molaires mentionnées ci-dessus, a été enregistré comme «trait absent». La présence d'une gorge ou d'une élévation sous la forme d'un tubercule ou d'un rebroussement a été enregistré comme «trait présent». La prévalence du tubercule de Carabelli a été exprimé en pourcentage.

Le relief était présent chez 41,7% de la population et pour 82,2% bilatéralement sur 16 et 26. L'étude a montré une présence plus importante sur la première molaire maxillaire droite permanente (39,4%) que sur la molaire gauche (35,8%). Seulement 3,1% de la population possède le tubercule sur 17/27. Ces résultats, en contraste avec les études de prévalence menées à Riyad - 57,6% et Jeddah - 58,7%, place la population saoudienne dans le groupe de prévalence modéré.

Parmi les sujets qui possède un tubercule, la bilatéralité a été observée dans 82,24%. Il est plus présent sur la première molaire permanente supérieure droite (39,4%) que la première molaire permanente supérieure gauche (35,8%).

Les auteurs mentionnent que les résultats de leur étude sont légèrement différents de ceux des études réalisées à Riyad sur des échantillons plus petits - 57,6% chez 276 sujets (Shethri, 2011) et Jeddah - 58,7% chez 250 sujets (Salako et Bello, 1998). Ces deux plus anciennes études incluaient des patients qui relevaient de cliniques dentaires et représentant très probablement un conglomérat de différents Saoudiens d'origines ethniques variées. De plus, leur étude a été réalisée chez des garçons du secondaire dans la région de Abha qui présente probablement une grande section de la communauté. Il est juste de dire que la différence observée est due à l'appartenance ethnique mixte dans les villes de Riyad et Jeddah.

En conclusion, le tubercule de Carabelli semble être plus fréquent chez les habitants des villes plus rurales d'Arabie Saoudite par rapport à la ville touristique de Abha. La société saoudienne moderne comprend des personnes d'ethnies différentes, du monde arabe, d'Afrique du Nord, d'Asie centrale, du Sud et du Sud-Est. Riyad et Djeddah sont des villes cosmopolites modernes avec une diversité ethnique importante au sein de la population saoudienne.

Dans les **populations asiatiques**, Oshima(1949) trouve une prévalence faible de la cuspide chez les Mongols, 21% de présence de la cuspide sur les 1250 Chinois modernes d'origine Mandchourie. De même, Hirakawa (1938) a constaté une prévalence de 10,7% pour le tubercule chez 946 Japonais. Hassanali (1982) a montré que le tubercule de Carabelli était présent chez 26-27% des enfants dans les écoles asiatiques.

Chez les enfant Malaisiens, la prévalence du tubercule de Carabelli sur les premières molaires maxillaires est de 54,2% (Rushman *et al.*, 1991) ce qui est une prévalence modérée. Chez les Malaisiens, une autre étude montre une présence de 51,6% (Rushman, 1992), et chez les Saoudiens une présence de 57,6% (Shetri, 2011), 58,7% (Salako et Bello, 1998) et 41,7% (Sadatullah et al., 2012).

D'autres résultats montrent qu'en Inde, 52,77% des premières molaires maxillaires permanentes possèdent un tubercule de Carabelli (Kanappan et Swaminathan, 2001).

Une étude s'est intéressée plus particulièrement à la **population de Kish**, une ville de l'ancienne Mésopotamie, située aujourd'hui en Irak. Carbonell en 1960 a effectué une étude sur des crânes de Kish retrouvés en Mésopotamie vers 3000 avant J.-C. et conservés au Museum d'Histoire Naturelle de Chicago. Sur un échantillon total de 95 molaires maxillaires, 23% des premières molaires droites présentent un tubercule de taille variable, et 24,4% des premières molaires gauches, le tubercule était avec la même variation de taille. Dans un seul cas, une cuspide entièrement développée a été observée bilatéralement sur les premières et deuxièmes molaires.

L'incidence du tubercule de Carabelli dans la denture de la population des Kish indique un développement évolutif de la cuspide de Carabelli dans la morphologie de la denture humaine.

‣ *Comparaison des différents résultats et conclusion de ces études*

Les populations caucasiennes diffèrent des populations Mongoloïdes (Asiatiques et Orientales), par une forte prévalence de la présence du tubercule de Carabelli (Hsu *et al.*, 1997). Comme représenté dans les différentes études de Palomino *et al.* (1977), Kraus (1951), Scott (1980) et Gianniou *et al.* (2000), on note une réduction de la fréquence totale de prévalence dans la population Européenne.

La morphologie et la prévalence de la cuspide de Carabelli peut fournir des réponses à de nombreuses questions, telles la division des populations en dentures de l'ouest ou de type orientale, le mélange des races au sein d'une population, et l'homogénéité des populations européennes et orientales. Pour conclure nous pouvons dire que le tubercule de Carabelli est plus fréquent chez les individus caucasiens que chez les individus mongoloïdes.

Du point de vue ethnique, le tubercule de Carabelli est un trait qui a une faible incidence dans les populations mongoloïdes. Les études de Weidenreich (1937) qui montrent son absence sur les molaires de *Sinanthropsus* soutiennent fortement qu'il s'agit d'un trait absent dans la population mongoloïde; sa présence dans les populations

mongoloïdes modernes serait le résultat de facteurs génétiques tels que le croisement racial et la migration.

Shapiro (1949) a rapporté que le tubercule est plus fréquemment trouvé chez les populations africaines par rapport aux populations mongoloïdes.

Selon Carbonell (1960), les données comparatives recueillies auprès des populations américaines, européennes et mongoloïdes, montrent que le tubercule de Carabelli est un trait inhérent en grande partie à la modernité des populations blanches d'origine européenne. L'absence ou la faible incidence de la cuspide dans les groupes mongoloïdes indique que des mécanismes génétiques sont impliqués dans son apparition dans les populations mentionnées.

Cela pourrait entrer en ligne de compte en odontologie médico-légale afin d'améliorer les paramètres d'identifications formelles des corps par les experts travaillants sur l'organe dentaire.

PARTIE 3 : Morphologie comparée du tubercule de Carabelli : intra-espèce au sein du genre *Pan* et inter-espèce entre les genres *Homo* et *Pan*

Le tubercule de Carabelli a été étudié chez les primates disparus et vivants par Korenhof (1960), Frisch (1965), Swindler *et al.* (1998) et Pilbrow (2003). Korenhof décrit une cuspide "naissante" de Carabelli chez *Sivapithecus indicus*. Le *Sivapithecus* ou Sivapithèque est un genre éteint de primates, ses restes fossiles, datant de -12,5 à -8,5 millions d'années (Miocène), ont été découverts au XIX^{ème} siècle dans les collines de Siwalik, sur le territoire actuel du Népal, de l'Inde et du Pakistan. Certaines espèces de ce genre seraient à l'origine des orang-outangs modernes. De même, une cuspide bien développée a été identifiée chez le *Gigantopithecus blacki*, une espèce éteinte d'hominidés, appartenant au genre *Gigantopithecus*, ancien primate qui a vécu du Miocène supérieur au Pléistocène moyen. Les seuls fossiles connus de *G. blacki* sont quelques dents et mandibules, trouvées dans des grottes en Asie du sud-est.

Dans son analyse de 400 dentures de grands singes, Korenhof (1960) a observé un tubercule Carabelli à 3% chez *Gorilla* et 2,4% chez *Pongo.* Frisch (1965) a noté que des structures similaires peuvent occasionnellement être présentes dans le genre *Hylobates* (Orang outang). De même, Pilbrow, en 2003, définit la fréquence du tubercule de Carabelli dans son étude comme «une cuspide surnuméraire sur le *cingulum* palatin entre le protocône et l'hypocône », entre 8% et 56% parmi toutes les molaires de *Gorilla* examinées. Ces études démontrent que le tubercule de Carabelli est relativement rare chez les Hominoïdes non humains, avec l'aspect protoconal de leurs molaires plus souvent caractérisées par un *cingulum* lingual variablement développés. Ce *cingulum* lingual serait présent chez 80% des primates du genre *Pan*, à 100% pour l'espèce *Gorilla* et à 50% pour *Pongo* (Swindler, 1998 et 2002 ; Johanson, 1974 ; Kinzey, 1984). Dans ces études, il n'est pas tout à fait clair si le *cingulum* lingual décrit et le tubercule de Carabelli sont des structures homologues (Frisch, 1965 ; Schuman et Brace, 1955 ; Korenhof, 1960) : ces deux termes ont parfois été utilisés indifféremment pour désigner ce relief mésiopalatin caractéristique sur la première molaire maxillaire.

1. Morphologie comparée du tubercule de Carabelli au sein du genre *Pan*

Ni les normes ASUDAS de notation, ni celles élaborées pour les hominidés fossiles (Wood et Engelman, 1988 ; Van Reenen et Reid, 1995) ne permettent avec précision de classer les variations morphologiques retrouvées au sein du genre *Pan*. En effet, l'aspect mésiopalatin des molaires supérieures chez les *Pan* est généralement caractérisé par une structure en forme de *cingulum* sans cuspides accessoires, connu sous le nom de *cingulum* lingual.

Korenhof (1960) a observé un tubercule Carabelli présent à 0,6% chez *Pan*. Plus récemment, Swindler *et al.* (1998) ont identifié un tubercule de Carabelli sur les premières molaires d'un seul individu sur les 278 *Pan troglodytes* de leur échantillon étudié (0,4%).

Dans l'étude de Ortiz *et al.* (2012), la variation de ce relief à la jonction émail-dentine et la surface externe de l'émail a été séparé en cinq catégories ou classes d'expression (Figure 18). Ce système de notation a été développé après Dahlberg (1963) et Johanson (1974) afin d'incorporer des caractéristiques mineures dans les critères de notation.

Les manifestations mineures du *cingulum* lingual chez les *Pan* se caractérisent par une petite dépression ou sillon vertical sur la face mésiopalatine de la couronne de la dent, juste en-dessous de la surface occlusale du protocône (Figure 18b).

Dans les formes intermédiaires d'expression, une crête tend à dériver de la crête marginale mésiale de la dent jusqu'en distal du protocône formant une structure concave sur la face mésiopalatine du protocône. Une dépression se forme au dessus de la crête et accompagne généralement cette structure (Figure 18c). Comme il atteint le point médian de la surface palatine du protocône, cette crête commence à courir parallèlement à la jonction émail-cément, gagnant une configuration en forme de *cingulum* (Figure 18d), et dans ses plus importantes expressions, il peut aussi se prolonger sur la partie mésiale de l'hypocône (Figure 18e). Comme il traverse le sillon lingual, la crête se termine soit brutalement (Figure 18e) ou alors monte dans une direction occlusale le long de la pente mésiale de l'hypocône (Figure 19). Pourtant, pendant la course le long de la pente de l'hypocône, il s'atténue et devient à peine perceptible à la fois à la jonction émail-dentine et à la surface amélaire. La figure 19 montre également que cette crête peut devenir discontinue car elle atteint le sillon lingual. La morphologie similaire de toutes les caractéristiques présentes le long de la face linguale de la couronne laisse à penser qu'elles font parties de la même structure de base.

Selon ces observations, Ortiz *et al.* ont adapté en 2012 la classification ASUDAS utilisée pour l'espèce humaine et créé un système de classification pour la jonction émail-dentine propre au genre *Pan*. Les grades issus de ces observations sont au nombre de 5 et répartis ainsi :

(a) grade 0 : l'aspect mésiopalatin du protocône est lisse
(b) grade 1 : une ou plusieurs dépressions mineures ou sillons verticaux sont présents sur le pan mésiopalatin du protocône
(c) grade 2 : une crête est présente, mais est limitée au pan mésiopalatin du protocône

(d) grade 3 : un relief continu ou semi-continu existe, la crête se prolonge en distal et traverse la face linguale du protocône. Bien que la crête soit limitée au protocône, il peut communiquer avec le sillon palatin médian qui sépare le protocône de l'hypocône

(e) grade 4: une crête continue ou semi-continue existe, elle traverse la face palatine du protocône et se prolonge distalement sur l'hypocône. Les flèches indiquent la crête marginale mésiale et sa relation avec le cingulum lingual.

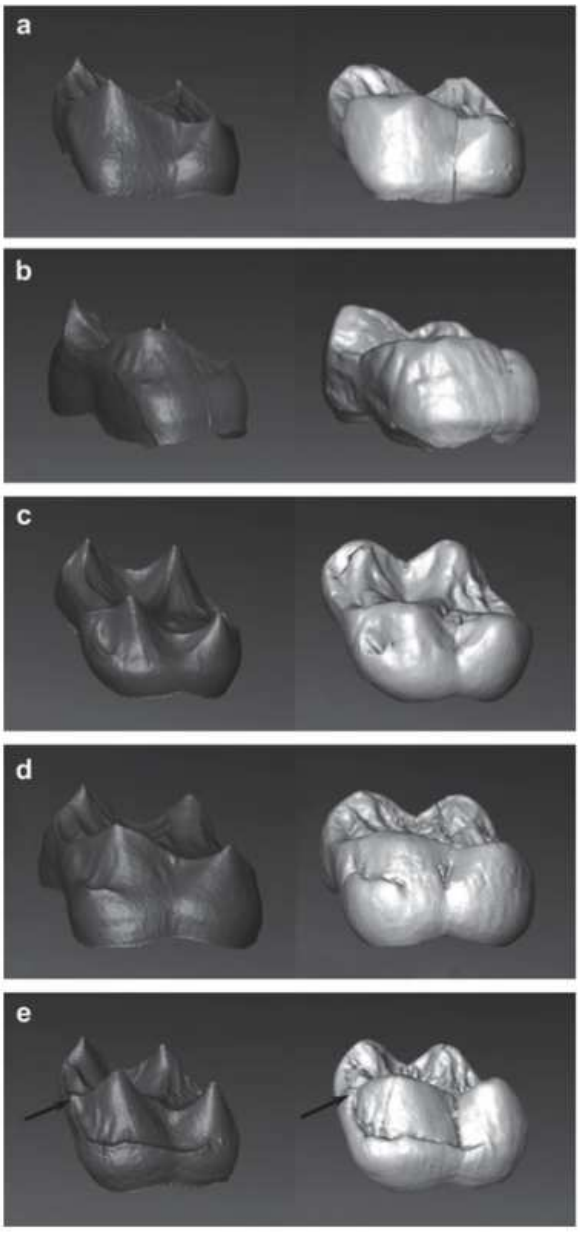


Figure 18 : Catégories d'expression de *cingulum* lingual à la jonction émail dentine du genre *Pan* (colonne de gauche).
La surface externe de l'émail de chaque spécimen est présentée sur la colonne de droite.
Ce sont des molaires maxillaires gauches.
La face mésiale est située à la gauche de la surface palatine sur chaque image.
(Ortiz et al., 2012)

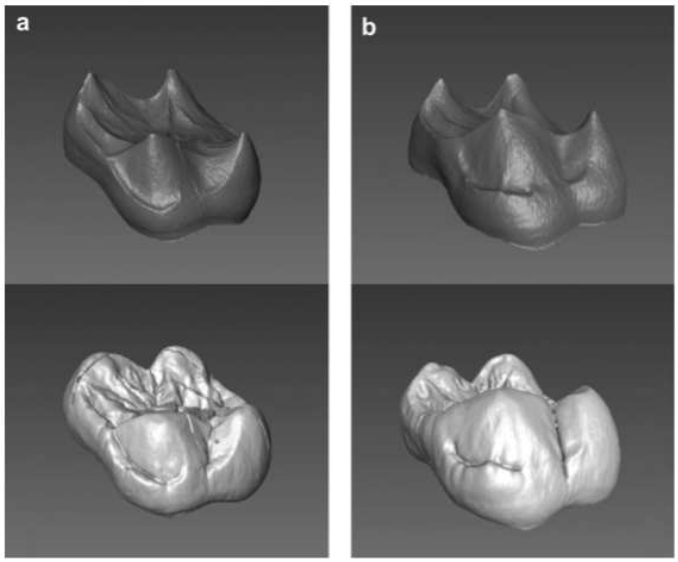


Figure 19 : *Cingulum* semi-continu à la jonction émail-dentine (ligne du haut) et à la surface de l'émail (ligne du bas) chez *Pan*.

Ce relief sur (a) et (b) est interrompu sur la face distale du protocône. Il reprend son cours au niveau du sillon palatin.

(Ortiz et al., 2012)

Suite à cette classification en cinq catégories, ils ont ainsi constaté que, par rapport à *Pan troglodytes (Chimpanzés communs)*, *Pan paniscus* (Bonobos) présente une plus grande expression du *cingulum* lingual à la fois au niveau de la jonction émail dentine et à la surface externe de l'émail (Tableau 3). Les résultats de l'étude de Ortiz *et al.* en 2012 suggèrent que des expressions plus fortes de ce relief surviennent plus fréquemment chez *Pan paniscus* que chez *Pan troglodyte*s. Ces résultats sont en accord avec ceux de Johanson (1974) et Kinzey (1984), qui ont noté que le *cingulum* des molaires chez *Pan* s'étend généralement plus distalement chez les Bonobos (*Pan paniscus*) que chez les Chimpanzés communs (*Pan troglodyte*s).

Tableau 3 : Fréquence d'expression du *cingulum* lingual à la surface externe de l'émail et à la jonction émail dentine pour *Pan paniscus* et *Pan troglodytes*. *(Ortiz et al., 2012)*

Trait expression	*P. paniscus*[b]				*P. troglodytes*					
	M1		M2		M1		M2		M3	
	EDJ	OES	EDJ	OES	EDJ	OES	EDJ	OES	EDJ	OES
Grade 0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	11.1	11.1	0.0	0.0
Grade 1	0.0	0.0	0.0	0.0	14.3	14.3	22.2	22.2	14.3	14.3
Grade 2	16.7	20.0	0.0	0.0	28.6	28.6	11.1	11.1	0.0	0.0
Grade 3	0.0	0.0	0.0	0.0	14.3	14.3	11.1	16.7	0.0	0.0
Grade 4	83.3	80.0	100.0	100.0	42.9	42.9	44.4	38.9	85.7	85.7
n	6	5	3	3	14	14	18	18	7	7
Mean[c]	3.7 ± 0.8	3.6 ± 0.9	4.0 ± 0.0	4.0 ± 0.0	2.9 ± 1.2	2.9 ± 1.2	2.6 ± 1.5	2.5 ± 1.5	3.6 ± 1.1	3.6 ± 1.1
Mode[c]	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4

[a] Percentage of individuals exhibiting that grade of expression.
[b] M3s were not available for study in *P. paniscus*.
[c] Mean and mode of grade expression.

2. Morphologie comparée du tubercule de Carabelli entre les genres *Pan* et *Homo*

La morphologie du tubercule des molaires maxillaires des *Homo sapiens* est identifiée selon les normes ASUDAS.

Pour *Pan*, le critère de classification de Johanson (1974) est utilisé pour le *cingulum* lingual.

L'homologie entre ces deux caractéristiques étant incertaine, les termes *cingulum* lingual et tubercule de Carabelli sont utilisés pour désigner des caractéristiques mésiopalatines des molaires supérieures respectivement des *Pan* et des *Homo sapiens*. Chez les hominoïdes, la relation entre le *cingulum* lingual dit « primitif » (qui est censé être préservé sur la face palatine des molaires maxillaires) et le tubercule de Carabelli a été analysé par Korenhof (1960). Il considérait ce « *cingulum* palatin primitif » comme la première étape du développement du tubercule de Carabelli. Ses conclusions sur l'évolution du tubercule associées à l'analyse de la surface amélaire des dents par Frisch (1965), on conclut que le processus de réduction du *cingulum* primitif a donné lieu à des rides d'émail s'étendant en lignes verticales parallèles. Une morphologie similaire a été trouvée à la jonction amelo-dentinaire des *Homo sapiens* (Frisch, 1965).

Le micro-scanner, utilisé entre-autres auteurs par Ortiz *et al.* en 2012, permet une observation précise de la morphologie de la jonction amelo-dentinaire et de la surface externe de l'émail. La variation morphologique d'expression à la surface amélaire entre les taxons *Pan* et *Homo sapiens* a ainsi pu être évaluée de manière satisfaisante en utilisant la norme ASUDAS, comme l'examen de l'aspect du protocône (cuspide mésiopalatine) de la première molaire maxillaire, du genre *Pan* (pour les espèces *P. paniscus* et *P. troglodytes*) et de l'espèce *Homo sapiens sapiens*. La variation de développement de cette cuspide semble similaire chez les Chimpanzés communs (*Pan troglodytes*), les Bonobos (*Pan paniscus*) et dans l'espèce humaine actuelle (*Homo sapiens sapiens*). L'expression est très souvent similaire à la jonction amelo-dentinaire et à la surface externe de l'émail (Ortiz *et al.*, 2012).

Il existe une corrélation entre l'expression des manifestations morphologiques mésiopalatines à la surface externe de l'émail et au niveau de la jonction amelo-dentinaire lors du développement dentaire. En effet, d'après Ortiz *et al.* (2012), l'expression du tubercule de Carabelli à la surface de l'émail dépend directement de son expression primaire au niveau de la jonction amelo-dentinaire lors du développement morphologique. Ceci est vrai pour toutes les espèces étudiées, *Homo sapiens sapiens* et deux espèces de *Pan*. Chez *P. troglodytes*, on note une forte relation prédictive entre l'expression du caractère à la jonction amelo-dentinaire et à la surface externe de l'émail où le dépôt d'émail différentiel ne modifie pas de manière significative la morphologie finale de ce tubercule ou *cingulum*. Un degré élevé de corrélation est également retrouvé chez *P. paniscus*. Chez *Homo sapiens*, il existe une correspondance entre son expression de départ à la jonction amelo-dentinaire et son expression finale visible à la surface externe

de l’émail. La corrélation est forte et significative également entre l'expression du caractère à la jonction émail dentine et la surface externe de l’émail chez *H. sapiens*, mais pas aussi prononcé que chez les *Pan* d’après leurs constatations.

Tous les individus du genre *Pan* présentant un tubercule de Carabelli sur la surface externe de l’émail présentent une structure sous-jacente similaire au niveau de la jonction amelo-dentinaire (Ortiz et al., 2012).

Après analyse du relief mésiopalatin des molaires de *Pan* et de *Homo sapiens sapiens,* certain auteurs, ont démontré que le tubercule de Carabelli présente peu ou pas de dimorphisme sexuel (Noss *et al.*, 1983 ; Garn *et al.*, 1823).

Uchida (1996) et Pilbrow (2003) ont étudié la variation des caractéristiques morphologiques des molaires supérieures, entre les singes mâles et femelles. Ils ont conclu de manière générale que tous les traits discrets présents sur les molaires supérieures (dont le tubercule de Carabelli fait parti) ne varient pas significativement entre les sexes, malgré une différence marquée de taille des dents entre les mâles et les femelles.

Certaines recherches ont tenté d'expliquer la variation de l'expression du tubercule de Carabelli chez *H. sapiens*. Kondo et Townsend (2006) et Harris (2007), par exemple, ont documenté une corrélation forte et positive entre l'expression de ce tubercule de Carabelli et la taille de la couronne. Plus important encore, ils ont noté que la grande taille de la couronne, en soi, ne provoque pas de plus grandes expressions du tubercule mais au contraire, de plus longues périodes de croissance des dents et réduit les contraintes sur la formation de noeud d'émail pendant la morphogénèse. Ces deux facteurs associés à de plus grandes molaires semblent être les principaux facteurs contribuant aux plus hautes expressions de tubercule de Carabelli chez « les individus génétiquement prédisposés » (Kondo et Townsend, 2006 ; Harris, 2007). Ainsi à la fois pour la jonction émail-dentine et la surface externe de l’émail, les manifestations mésiopalatines pour le genre *Pan* sont caractérisées par une crête comme un *cingulum*.

Le tubercule de Carabelli chez *Pan* s’exprime plus distalement sur le protocône (Frisch, 1965), contrastant avec son expression chez *Homo sapiens*, qui est situé plus mésialement sur le protocône. La rareté des cuspides accessoires mésiopalatines prononcées chez les primates et leur localisation plus distale sur le protocône (lorsqu'il est présent) suggèrent que ces cuspides peuvent être des anomalies du développement, plutôt que de solides manifestations du tubercule de Carabelli similaires à celles observées chez les humains actuels.

Conclusions

Malgré la vaste littérature publiée sur les manifestations morphologiques de l'aspect mésiopalatin des molaires maxillaires des Hominoïdes et surtout de l'espèce humaine actuelle, l'histoire de l'évolution du tubercule de Carabelli n'a pas encore été complètement comprise. C'est pourquoi, toute interprétation concernant leur utilité dans la reconstruction des relations phylogénétiques dans le clade des Hominoïdes sont, à l'heure actuelle, spéculatives.

Sur la base des données actuelles, nous émettons l'hypothèse que les primates étudiés dans cette thèse, soit les sous espèces *Pan troglodytes* et *Pan paniscus,* ne possèdent pas de «vrai» tubercule de Carabelli selon les critères ASUDAS, mais un simple *cingulum* palatin plus ou moins développé. Le Chimpanzé nain ou Bonobo (*Pan paniscus*) possède un relief plus marqué et une fréquence plus élevée que le Chimpanzé commun (*Pan troglodytes*). Ceci nous aide pour l'identification de fossiles dentaires découverts.

De plus, au début des Homininés fossiles d'Afrique, le tubercule se rapproche plus de celui des *Pan* que celui de l'*Homo sapiens*. Comme chez *Australopithecus* et *Paranthropus*, l'aspect du protocône de certains spécimens d'*Homo* présente une morphologie en forme de *cingulum* comme observé chez les Chimpanzés.

D'autre part, la variation de ce relief mésiopalatin au sein de la lignée humaine, à partir de l'*Homo erectus*, semble englober celle des humains contemporains, tel que décrit dans les normes ASUDAS, ce qui nous permet de distinguer ces taxons des autres espèces d'*Homo* plus précoces comme *Homo habilis* ainsi que l'*Australopithecus* et le *Paranthropus*. Cela pourra être un critère pour une aide à la classification, d'un fossile de crâne ou de restes maxillaires par exemple, au sein de la lignée humaine.

De nombreuses études nous permettent d'affirmer que le tubercule de Carabelli est plus fréquent chez les individus caucasiens ou europoïdes que dans les populations mongoloïdes ou asiatiques. Le tubercule est un trait qui a une faible incidence dans la population mongoloïde et sa présence dans les populations modernes résulte de facteurs génétiques tels que le croisement racial et la migration. Ces découvertes peuvent aider les experts médico-légaux afin d'améliorer leur critères d'identifications formelles des corps où subsistent les organes dentaires.

Toutes ces hypothèses restent à valider pour permettre une véritable compréhension de l'importance du tubercule de Carabelli au sein de l'évolution humaine, des hominoïdes et de l'*Homo sapiens sapiens* : il conviendra de poursuivre les recherches sur ces taxons fossiles et modernes.

Faculté
de chirurgie dentaire

UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

SIGNATURE DES CONCLUSIONS

Thèse en vue du Diplôme d'Etat de Docteur en Chirurgie Dentaire

Nom - prénom de l'impétrant : BERGS David

Titre de la thèse : « Tubercule de Carabelli : anatomie comparée »

Directeur de thèse : Docteur Catherine Isabelle Gros

VU
Strasbourg, le :
Le Président du Jury,

Professeur C. TADDEI-GROSS

UNIVERSITE DE STRASBOURG * Faculté de Chirurgie Dentaire

VU
Strasbourg, le : - 9 JAN. 2018
Le Doyen de la Faculté
de Chirurgie Dentaire de Strasbourg,

Professeur C. TADDEI-GROSS

Faculté de Chirurgie Dentaire de Strasbourg - service de scolarité / bureau des thèses
8 rue Sainte Elisabeth - 67000 Strasbourg - Tél. : 03.68.85.60.80

Références bibliographiques

Adloff, P. (1908). *Das Gebiss des Menschen und der Anthropomorphen.* Berlin. J.Springer , p.164.

Alvesalo, N., Nuttila, M., Portin, P. (1975). The cusps of Carabelli. Occurrence in first upper molars and evaluation of its heritability. *Acta Odontologica Scandinavica,* 33, p. 191-197.

Bailey, S. (2002). *Neandertal dental morphology: implications for modern human origins*. Department of Anthropology. Arizona State University. Tempe, AZ.

Bailey, S., Pilbrow, V., Wood, B. (2004). Interobserver error involved in independent attempts to measure cusp base areas of Pan M1s. *Journal of Anatomy,* 205, p. 323–331.

Bailey, S., Lynch, J. (2005). Diagnostic differences in mandibular P4 shape between Neandertals and anatomically modern humans. *American Journal of Physical Anthropology,* 128, p. 268–277.

Bailey, S., Wood, B. (2007). Trends in postcanine occlusal morphology within the hominin clade: The case of Paranthropus. In *Dental Perspectives in Human Evolution. State-of-the-Art Research in Dental Paleoanthropology,* Bailey, S., Hublin, J., p. 33–52.

Bailey, S. (2008) Inter- and intra-specific variation in Pan tooth crown morphology: implications for Neandertal taxonomy. In *Technique and Application in Dental Anthropology*. Cambridge University Press, Cambridge, Irish, J.D., Nelson, G., p. 293-316.

Batujeff, W. (1896). Carabelli's Hockerchen und andere unbestandige Hocker der oberen Mahlzahne beim Menschen und den Affen. *Bulletin of Academy of Implant Sciences of St Petersbourg,* p. 93.

Bermúdez De Castro, JM.(1989). The Carabelli trait in human prehistoric populations of Canary Islands. *Human Biology,* 61, p. 117–131.

Bermúdez de Castro, JM., Rosas, A., Nicolás, ME. (1999) Dental remains from Atapuerca-TD6 (Gran Dolina site, Spain). *Journal of Human Evolution,* 37, p. 523–566.

Biggerstaff, R. H. (1973). Heritability of the Carabelli cusp in twins. *Journal of Dental Research,* 52(1), p. 40-44.

Boccone, S., Moggi-Cecchi, J. (2006). Upper molar cusp dimensions of South African australopithecines. Journal of *Human Evolution,* 21, p. 65–70.

Brun, S., Raffo, S., Proust, JP. *Morphologie comparée des dents humaines*. Polycopié de la Faculté d'Odontologie de Marseille. Version du 23/09/03.

Carabelli, G. (1844). *Systematisches Handbuch der Zohnheilkunde*. *Anatomie des Mundes.Vol. 2..* Braunmüller und Seidel, p. 107.

Carbonell, V. M. (1960). The tubercle of Carabelli in the Kish dentition, Mesopotamia, 3000 BC. *Journal of Dental Research,* 39, p. 124-128.

Cope, E. D. (1888). On the tritubercular molar in the human dentition. *Journal of Morphology,* 2, p. 7–23.

Coppens, Y. (1981). *L'origine du genre homo,* C.N.R.S. Paris, p. 55-60.

Cox, G. J., Finn, S. B., Ast, D. B. (1961). Effect of fluoride ingestion on size of the cusp of Carabelli during tooth formation. *Journal of Dental Research,* 40(3), p. 393-395.

Dahlberg, A. A. (1951). The dentition of the American Indian. In*The physical anthropology of the American Indian*. New York, Viking Fund Inc., Laughlin, W. S., p. 138-176.

Dahlberg, A.A. (1956). *Materials for the Establishment of Standards for Classification of Tooth Characteristics, Attributes, and Techniques in Morphological Studies of the Dentition*. Zoller Laboratory of Dental Anthropology, University of Chicago.

Dahlberg A.A. (1963). Analysis of American Indian dentition. In *Dental anthropology*. Pergamon Press, Oxford, Brothwell, D.R., p. 149–178.

De Terra M.D.E (1905). *Beitrage zu einen Odontographie der Menschenrassen*. Berlin. Verlag-sanstalt. p. 302.

Diamond, M. (1952). *Dental Anatomy*. 3rd ed. New York, Macmillan Co.

Dietz, V.H.A. (1944). Common dental morphotropic factor: the Carabelli's cusp. *Journal of the American Dental Association*, 31, p. 784–789.

Ferreira, M. A., Hespanhol, L. C., Capote, T. S. O., Goncalves, M. A., Campos, J. A. D. B. (2010). Presence and morphology of the molar tubercle according to dentition, hemi-arch and sex. *International Journal of Morphology*, 28(1), p. 121-125.

Frisch, J.E. (1965). Trends in the evolution of the hominoid dentition. In *Bibliotheca Primatologica*, volume 3, S. Karger, Basel, Hoffer, H., Schultz, A.H., Starck, D, p. 1-130.

Garjanovic-Kramberger, K. (1906) *Der diluviale Mensch von Krapina in Kroatian*, Wiesbaden, Kreidel, p. 27.

Garn, S.M., Kerewsky, R.S., Lewis, A.B. (1823). Extent of sex influence on Carabelli's polymorphism. *Journal of Dental Research,* 45.

Gianniou, E., Kouthikou, T.H., Sarikou, E., Dimitrakopoulos, I. (2000) Incidence and expression of Carabelli's cusp in a contemporary Greek population. *Stomatology,* 28, p. 123–132.

Gómez-Robles, A., Martinón-Torres, M., Bermúdez de Castro, J., et al. (2007). A geometric morphometric analysis of hominin upper first molar shape. *Journal of Human Evolution,* 53, p. 272–285.

Gómez-Robles, A., Bermúdez de Castro, J.M., Martinón-Torres, M., Prado-Simón, L. (2011). Crown size and cusp proportions in Homo antecessor upper first molars : A comment on Quam et al. (2009). *Journal of Anatomy,* 218, p. 258-262.

Gouse, P. H., Lee G.T.R. (1971). The mode of inheritance of Carabelli's trait. *Human Biology,* 43, p. 69–91.

Guatelli-Steinberg, D., Irish, J. (2005). Brief communication: early hominin variability in first molar dental trait frequencies. *American Journal of Physical Anthropology,* 128, p. 477–484.

Harris, E.F. (2007). Carabelli's trait and tooth size of human maxillary first molars. *American Journal of Physical Anthropology*, 132, p. 238-246.

Hassanali J. (1982). Incidence of Carabelli's trait in Kenyan Africans and Asians. *American Journal of Physical Anthropology,* 59, p. 317–319.

Hills, M., Graham, S., Wood, B. (1983). The allometry of relative cusp size in hominoid mandibular molars. *Americam Journal of Physical Anthropology,* 62, p. 311–316.

Hillson, S. (1996). *Dental Anthropology*. Cambridge University Press.

Hirakawa, W. (1938). *Beitrag zur Kenntnis uber das Tuberculum Carabelli bei Japanern* (jap.), Shiks Gp, 18, p.437.

Hsu, J. W., Tsai, P., Ferguson, D. (1997). Logistic analysis of shovel and Carabelli's tooth traits in a Caucasoid population. *Forensic Science International*, 89(1-2), p. 65-74.

Jeanselme E. (1917). Du tubercule de Carabelli chez l'homme aux périodes paléolithique et néolithique dans l'Antiquité et au Moyen Age. *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris*, VI° Série, tome 8, fascicule 3, p. 121-134.

Johanson, D.C. (1974). *An odontological study of the chimpanzee with some implications for hominoid evolution*. Ph.D. dissertation, University of Chicago.

Kallay, J. (1957). Tuberculum Carabelli und seine Deutung. *Osterreichische Zeitschrift Stomatology,* 54, p. 26.

Kanappan, J.G., Swaminathan, S. (2001). A study on dental morphological variation. Tubercle of Carabelli. *Indian Journal of Dental Research,* 12, p. 145–149.

Keiser, J. A. (1984). An analysis of the Carabelli trait in the mixed deciduous and permanent human dentition. *Archives of Oral Biology,* 29(6), p. 403- 6.

Kieser, J.A., Van Der Merwe, C.A. (1984). Classificatory reliability of the Carabelli trait in man. *Archives of Oral Biology*, 29, p. 795–80.

Kinzey, W.G. (1984). The dentition of the pygmy chimpanzee, Pan paniscus. In *The Pygmy Chimpanzee: Evolutionary Biology and Behavior,* Plenum Press, New York, Susman, R.L., p. 65-88.

Kondo, S., Townsend, G.C. (2006). Associations between Carabelli trait and cusp areas in human permanent maxillary first molars. *American Journal of Physical Anthropology,* 129, p. 196-203.

Korenhof, C.A.W. (1960). *Morphogenetical Aspects of the Human Upper Molar*. Uitgeversmaatschappij Neerlandia, Utrecht.

Kraus, B.S. (1951). Carabelli's anomaly of the maxillary molar teeth; observations on Mexicans and Papago Indians and an interpretation of the inheritance. *American Journal of Human Genetic,* 3(4), p. 348-355.

Lautrou, A. (1997). *Anatomie dentaire*. 2ème édition. Paris: Masson.

Lecointre, G., Le Guyader, H. (2001). *Classification phylogénétique du vivant*. 3ème édition. Paris : Belin.

Lee, G. T., Goose, D. H. (1972). The dentition of Chinese living in Liverpool. *Human Biology,* 44(3), p. 563-572.

Lieberman, D. (1995). Testing hypothesis about recent human evolution from skulls: integrating morphology, function, development and phylogeny. *Current Anthropology,* 36, p. 159–197.

Linné, C. (1758). *Systema naturae.* 10e édition. Holmiae : Salvius publication.

Martinón-Torres, M., Bermúdez de Castro, J.M., Gómez-Robles, A., Arsuaga, J.L., Carbonell, E., Lordkipanidze, D., Manzi, G., Margvelashvili, A. (2007). Dental evidence on the hominin dispersals during the Pleistocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences in the U.S.A.*, 104, p.13279-13282.

Martinón-Torres, M., Bermúdez de Castro, J.M., Gómez-Robles, A., Margvelashvili, A., Prado, L., Lordkipanidze, D., Vekua, A. (2008). Dental remains from Dmanisi (Republic of Georgia): morphological analysis and comparative study. *Journal of Human Evolution*, 55, p. 249-273.

Martinón-Torres, M., Bermúdez de Castro, J.M., Gómez-Robles, A., Prado-Simón, L., Arsuaga, J.L. (2012). Morphological description and comparison of the dental remains from Atapuerca-Sima de los Huesos site (Spain). *Journal of Human Evolution*, 62, p. 7-58.

Maurice Crétot (2009). *L'arcade dentaire humaine : Morphologie*. 7ème édition remaniée. Éditions CdP.

Mavrodisz, K., Rosza, N., Bufai, M., Soos, A., Pap, I., Tarjan, I. (2007). Prevalence of accessory tooth cusp in a contemporary and ancestral Hungarian population. *European Journal of Orthodontics,* 29(2), p. 166-169.

Meredith, H. V., Hixon, E. H. (1954). Frequency, size, and bilateralism of Carabelli's tubercle. *Journal of Dental Research,* 33(3), p. 435-40.

Moggi-Cecchi, J., Boccone, S. (2007). Maxillary molars cusp morphology of South African australopithecines. In *Dental Perspectives on Human Evolution. State-of-the-Art Research in Dental Paleoanthropology,* Bailey, S.,Hublin, JJ., p. 53–64.

Napier, J.R., Napier, P.H. (1967). *A handbook of living primates. Morphology, ecology and behaviour of non-human primates.* London: Academic Press.

Noss, J.F., Scott, G.R., Potter, R.H., Dahlberg, A.A., Dahlberg, T. (1983). The influence of crown dimorphism on sex differences in the Carabelli's trait and the canine distal accessory ridge in man. *Archives of Oral Biology,* 28, p. 527-530.

Osborn, H. F. (1888). The evolution of the mammalian molars to and from the tritubercular type. *American Naturalist,* 22, p. 1067–1079.

Oshima, S. (1949). Dental Anomalies of the Chinese, *Journal of Oriental Medicine*, Vol 26, No. 6.

Ortiz, M., Skinner, M., Bailey, S.E., Hublin, J-J. (2012). Carabelli's trait revisited: An examination of mesiolingual features at the enamel dentine junction and enamel surface of Pan and Homo sapiens upper molars. *Journal of Human Evolution,* 63, p. 586-596.

Palomino, H., Chakraborty, R., Rothlammer, F. (1997). Dental morphology and population diversity. *Human Biology*, 46, p. 6–7.

Paynter, K. J., Grainger, R. M. (1956). Relation to nutrition to the morphology and size of rat molar teeth. *Journal of Canadian Dental Association,* 22, p. 519.

Pederson, P. O. (1949)*.The east Greenland Eskimo dentition, Numerical Variations and Anatomy : a contribution to comparative ethnic odontography.* Reitzel, C.A., p. 244.

Pilbrow, V.C. (2003). *Dental variation in African apes with implications for understanding patterns of variation in fossil apes.* Ph.D. dissertation, New York University.

Quad, S., Bailey, S., Wood, B. (2009). Evolution of M1 crown size and cusp proportions in the genus Homo. *Journal of Anatomy,* 214, p. 655–670.

Robinson, J. T. (1956). The Dentition of the Australopithecinae. *Transvaal Museum*, vol 9. p. 82-100.

Rushman, H., Meon, R. (1991). Talon cusp in Malaysia. *Australian Dental Journal,* 36, p. 11–14

Rushman, M. (1992). The cusp of Carabelli in Malaysians. *Odontostomatol.ogy Tropical,* 15(1), p. 13-15.

Sadatullah, S., Odusanya, S. A., Mustafa, A., Abdul Razak, P., Abdul Wahab, M., Meer, Z. (2012). The prevalence of fifth cusp (Cusp of Carabelli) in the upper molars in Saudi Arabian School Students. *International Journal of Morphology,* 30(2), p. 757-760.

Salako, N. O., Allen, A. O., Ashiru, O. A. (1993). A study of the Carabelli trait in the Nigerian ethnic population. *Pedodontic Dental Journal,* 3, p. 31-34.

Salako, N. O., Bello, L. L. (1998). Prevalence of the Carabelli trait in Saudi Arabian children. *Odontostomatology Tropical,* 21(84), p. 11-14.

Schuman, E., Brace, C.L. (1955). Metric and morphologic variations in the dentition of the Liberian chimpanzee: comparison with anthropoid and human dentitions. In *The Nonhuman Primates and Human Evolution*. Wayne State University Press, Detroit, Gavan, J., p. 61-90.

Scott, G.R., Turner II, C.G. *The Anthropology of Modern Human Teeth: Dental Morphology and its Variation In Recent Human Populations*. Cambridge University Press, Cambridge.1997.

Scott, G. R. (1980). Population variation of Carabelli's trait. *Human Biology,* 52, p. 63–78.

Shapiro, M. J. (1949). The Anatomy and Morphology of the Tubercle of Carabelli. *Official Journal of the D.A.S.A,* 4, p. 355.

Sharma, J.C. (1983) Dental morphology and odontometry of the Tibetan immigrants. *American Journal of Physical Anthropology,* 61, p. 495.

Shethri, S. (2011). The prevalence of Carabelli cusp in selected Saudi population. *Journal of King Saud University,* 2(1-2), p. 13-16.

Simpson, G.G. (1936). Studies of the earliest mammalian dentition. *The Dental Cosmos,* 78, p. 791–953.

Souday, C. (2008). *Analyse morphométrique des molaires déciduales et définitives dans le genre Homo: perspectives phylogénétiques et biogéographiques*. Paris: Muséum National d'Histoire Naturelle.

Sousa, E. M. D., Carvalho, L. F. P. C., Pereira, L. L. (2000). Prevalencia do tuberculo de Carabelli no premeiro molar superior. *Revista Faculdade de Odontología da Universidade Federal da Bahía*, 20, p. 6-10.

Swindler, D.R., Emel, L.M., Anemone, R.L. (1998). Dental variability of the Liberian. In *Human Evolution*, Vol.13, N. 3-4, p. 235-249.

Swindler, D.R. (2002). *Primate Dentition: An Introduction to the Teeth of Non-human Primates.* Cambridge university press, p. 296.

Tobias, P.V. Olduvai Gorge. (1991)*The Skulls, Endocasts and Teeth of Homo habilis*, vol. 4. Cambridge University Press, Great Britain. 1991.

Townsend, G. C., Brown, T. (1981). The Carabelli trait in Australia Aboriginal dentition. *Archives of Oral Biology,* 26(10), p. 809-814.

Turner II, C. G., Hawkey, D. E. (1998). Whose teeth are these?: Carabelli's trait. In *Human Dental Development, Morphology, and Pathology*, Lukacs, J.R., p. 41–50.

Turner II, C.G., Nichol, C.R., Scott, G.R. (1991). Scoring procedures for key morphological traits of the permanent dentition: the Arizona State University Dental Anthropology System. In *Advances in Dental Anthropology*. Wiley-Liss, New York, Kelley, M.A., Larsen, C.S., p. 3-13.

Uchida, A. (1996). Craniodental Variation Among the Great Apes. Peabody Museum of Archaeology and Ethnology. Harvard University, Cambridge.

Van Reenen, J.F., Reid, C. (1995). The Carabelli trait in early South African hominids: a morphological study. In *Aspects of Dental Biology: Paleontology, Anthropology and*

Evolution. International Institute for the Study of Man, Florence, Moggi-Cecchi, J., p. 291-298.

Weidenreich, F. (1937). The dentition of Sinanthropus pekinensis: a comparative odontography of the hominids. *Palaeontol. Sin. Ser. D.*, 1, p. 1-180.

Wood, B., Abbott, S. (1983). Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids I. Mandibular molars : crown area measurements and morphological traits. *Journal of Anatomy,* 136, p. 197–219.

Wood, B., Uytterschaut, H. (1987). Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids. III. Mandibular premolar crowns. *Journal of Anatomy,* 154, p. 121–156.

Wood, B., Engleman, C. (1988). Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids V. Maxillary postcanine tooth morphology. *Journal of Anatomy,* 161, p. 1–35.

Wood, B. (1994). Taxonomy and evolutionary relationships of Homo erectus. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg,* 71, p. 159–165.

Webographie

Blog de François Couplan, 2013. http://pierrefeuillesapiens.blogspot.fr/2013/06/sujet-delicat-il-renvoie-une-multitude.html.

Julien Michèle, « PLIOCÈNE », Encyclopædia Universalis [en ligne], consulté le 10 septembre 2017. URL : http://www.universalis.fr/encyclopedie/pliocene/.

Julien Michèle, « PLÉISTOCÈNE », Encyclopædia Universalis [en ligne], consulté le 10 septembre 2017. URL : http://www.universalis.fr/encyclopedie/pleistocene/.

Robert Paris. (2016) L'homme, une espèce révolutionnaire. https://www.matierevolution.fr/spip.php?article3908.

Wikipedia, https://fr.wikipedia.org/wiki/Classification_classique.